

Детское

БИОЛОГИЯ



К. Вилли. В. Детье
БИОЛОГИЯ



Claude A. Villee

Harvard University

Vincent G. Dethier

Princeton University

BIOLOGICAL
PRINCIPLES
and
PROCESSES

W. B. SAUNDERS COMPANY

Philadelphia—London—Toronto

1971

К. ВИЛЛИ, В. ДЕТЪЕ

БИОЛОГИЯ

(БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И ЗАКОНЫ)



Перевод с английского

Н. М. Баевской, Ю. И. Лашкевича и Н. В. Обручевой

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» МОСКВА 1975

Полностью переработанное новое издание хорошо известного учебника биологии. Данное издание отличается от всех предыдущих тем, что в нем значительно обновлены и расширены разделы, посвященные физиологии, биохимии, генетике, молекулярной биологии, экологии и вопросам поведения; это сделано за счет как увеличения общего объема, так и сокращения ряда разделов, посвященных менее актуальным проблемам, и главным образом — за счет перестройки и переработки всей книги.

Предназначена для студентов биологических факультетов, сельскохозяйственных и медицинских институтов, для преподавателей высшей и средней школы, для биологов всех специальностей и для всех тех, кто просто интересуется биологией.

Редакция биологической литературы

От редакции

В американском издании эта книга называется «Биологические законы и процессы». Ни на титульном листе, ни в предисловии авторов, ни в самом тексте ни разу не упоминается о том, что это по существу очередное издание хорошо известного учебника одного из авторов, К. Вилли, «Биология», выдержавшего 5 изданий в США и 4 раза выходявшего в русском переводе. Между тем это, несомненно, та же книга, хотя и коренным образом переработанная. Поэтому мы и сочли возможным сохранить прежнее название, тем более что оно больше соответствует содержанию книги.

Как пишут авторы в своем предисловии, они избрали несколько отличный от принятого способ изложения материала; на первый план выдвинут функциональный подход: вместо последовательного описания разных типов растений и животных (или различных систем органов какого-либо животного) рассматривается та или иная функция у самых разнообразных организмов. Правда, по этому принципу построены только некоторые главы (в основном в четвертой, пятой и шестой частях). Остальные главы написаны с прежних позиций и лишь значительно обновлены и дополнены. Книга сохранила прежнюю структуру; неизменным остался общий план расположения материала (части, главы, параграфы). Сохранены многие из прежних рисунков. Не изменился и стиль изложения. Это по-прежнему один из самых полных в мировой учебной литературе курс общей биологии с сильным креном в молекулярную биологию.

Как это было прежде с каждым очередным изданием «Биологии», в этой книге нашли отражение все важнейшие данные, полученные в разных областях биологии за последние годы. На этот раз книга пополнена очень основательно. Общий объем ее увеличился примерно на одну десятую; однако объем нового материала увеличился гораздо сильнее, поскольку из нового издания исключены главы, посвященные палеонтологии и антропогенезу (которые переходили из издания в издание практически в неизменном виде), а также словарь терминов. Сильно расширены две вводные главы и пер-

вая часть, посвященная биологии клетки и молекулярной биологии, главы по нервной системе, органам чувств, эндокринологии и экологии; кроме того, появилась совершенно новая большая глава «Поведение».

От всех этих изменений книга в целом безусловно выиграла. Сама идея функционального и даже, можно сказать, системного подхода, конечно, очень привлекательна, но реализована она не всегда удачно. Поскольку в книге все же остались главы, в которых, пусть в очень сокращенном виде, даются общие очерки растительного и животного мира с краткими характеристиками отдельных типов и классов, авторы волей-неволей в какой-то степени касаются в них анатомии и физиологии форм, типичных для каждой группы. А затем, в других главах, при рассмотрении отдельных функций в качестве примеров, естественно, снова приводятся те же наиболее типичные формы. Возникают неизбежные повторения (при этом авторы, не ограничившись перекрестными ссылками, дважды поместили в книге некоторые рисунки). Дважды, причем буквально одними и теми же словами, описаны линька и метаморфоз насекомых, развитие почки, простейшие (в главе о растениях и в главе о животных); дважды приводятся также иллюстрации по этим разделам. В некоторых случаях единого связного описания той или иной функции у разных организмов все возрастающей сложности не получилось; соответствующие разделы из прежних глав по физиологии растений и по физиологии человека просто механически объединены под общим заголовком (особенно это относится к дыханию). Перестройка и перетасовка материала также не всегда удачна (так, молекулярная генетика рассматривается до классической; есть много повторений). Вероятно, в последующих изданиях эти недостатки будут устранены. Все же мы позволили себе при переводе опустить дословные повторения текста и повторяющиеся рисунки. В русское издание внесено еще одно изменение: авторы дали небольшие списки дополнительной литературы к каждой главе; однако это в большинстве случаев книги и статьи, мало доступные

таким читателям, как школьники и преподаватели средней школы; поэтому к русскому изданию вместо этих списков приложена небольшая дополнительная литература на русском языке.

Все единицы измерения даны в соответствии с новой системой единиц СИ.

Следует также отметить некоторые, так сказать, объективные недостатки книги с точки зрения нашего читателя. Естественно, что большую часть приводимых примеров авторы черпают из американской флоры и фауны. При этом используемая в книге система классификации растений и животных не вполне совпадает с принятой у нас; в известной мере это касается также классификации тканей, болезней и т. п. Мы не сочли нужным давать по этому поводу специальные примечания, так как при столь общем изложении подобные расхождения не имеют большого значения.

В целом книга представляет собой современное и достаточно популярное руководство по общей биологии, доступное читателям со средним образованием. Она будет полезна пре-

подавателям биологии в средней школе, студентам младших курсов сельскохозяйственных, медицинских, ветеринарных и педагогических институтов.

Книги подобного типа особенно необходимы сейчас, когда человечество, по мнению крупнейших физиков и химиков мира, вступает в век биологии и когда интерес к этой науке пробуждается у самых широких кругов читателей.

Развитие биохимии, биофизики, биоэлектроники, кибернетики, бионики привлекает к биологии работников самых разных специальностей — химиков, физиков, математиков, инженеров различных профилей, никогда прежде не занимавшихся биологией; им эта книга может быть полезна для первого знакомства с биологией в целом или с отдельными ее разделами.

Книгу можно также использовать в качестве терминологического справочника, поскольку в ней можно найти объяснение почти всех основных биологических терминов и понятий.

Из предисловия авторов

За последние два десятилетия во многих областях биологии были достигнуты поистине замечательные успехи. Этот «информационный взрыв» ставит перед каждым преподавателем чрезвычайно трудную задачу — в интересной и понятной форме ознакомить студента с основными концепциями биологии. Новые открытия, для того чтобы их можно было до конца понять и оценить, необходимо рассматривать на фоне более «классических» аспектов биологии. Цель курса общей биологии состоит в том, чтобы дать студенту достаточно полное представление об огромном разнообразии живых организмов, их специальных приспособлений к условиям жизни, путей их эволюции и экологических взаимоотношений. Вместе с тем необходимо ясно показать фундаментальное единство жизни и принципиальное сходство проблем, которые приходится решать всем организмам, для того чтобы выжить. Все возрастающая сложность биологических наук приводит к тому, что обмен информацией между специалистами в разных областях биологии становится все более трудным; однако успехи, достигнутые в каждой из этих областей, помогают студенту понять проблемы, относящиеся к другим областям.

Настоящая книга построена несколько необычным для курса общей биологии образом: вместо последовательного описания различных типов растений и животных или различных систем органов у человека или лягушки на первый план выдвигаются основные законы биологии и ее функциональные аспекты. Мы употребили здесь слово «функциональный» в самом широком смысле, понимая под ним действия и взаимодействия на молекулярном, клеточном, «организменном» и популяционном уровнях организации. Рассматривая какой-либо принцип или процесс, мы выбирали для этого примеры из царства бактерий, растений или животных, казавшиеся нам наиболее подходящими для данного случая. Таким образом, иллюстративным материалом при обсуждении столь общих проблем, как биосинтез белков, структурная основа проницаемости мембран, перенос энергии и информации, ана-

лиз биологической основы поведения, организация и взаимоотношения клеток или биоценозов, послужило множество самых разнообразных организмов.

Студенты иногда жалуются на то, что курс биологии содержит непомерно большое количество материала, требующего запоминания: названия растений и животных, макро- и микроскопических структур, всевозможных веществ, участвующих в биохимических процессах. Мы надеемся, что выделение главных принципов и концепций, уменьшение числа битов преподносимой информации и включение каждого факта в надлежащий концептуальный контекст помогут студенту легче усвоить весь этот материал и лучше его запомнить. Разъясняя какую-либо теорию, мы предпочитаем подробно рассмотреть лишь несколько примеров, а не перечислять все возможные случаи данного явления. Излагая те разделы биологии, которые сейчас развиваются особенно быстро, мы старались не пренебрегать фактами или теориями, открытыми или выдвинутыми несколько десятилетий, а иногда и столетий назад. Это вовсе не значит, что изложение носит поверхностный характер; по замыслу авторов книга должна обеспечить достаточные знания как тем студентам, которым предстоит дальнейшее углубленное изучение предмета, так и тем, кто предполагает ограничиться лишь общим курсом биологии.

Биологи никогда не имели единого мнения относительно плана, по которому следует строить курс общей биологии. Это понятно, ибо можно привести разумные доводы в пользу любого из возможных планов. Различные аспекты биологии настолько тесно связаны между собой, что каждый из них значительно легче усвоить после ознакомления со всеми остальными. Но поскольку это невозможно (за исключением разве лишь того случая, когда студент проходит курс вторично), каждый преподаватель должен избрать последовательность, которая кажется ему наилучшей. Во многих курсах биологии изучение генетики и эволюции по традиции отодвигают в конец программы; в этом случае преподаватель может

отложить материал второй части книги на более поздний период и вернуться к нему после прохождения, скажем, 5-й или 6-й части. Различные части и главы можно изучать в самой разнообразной последовательности.

После краткого исторического очерка (гл. I), введенного с целью создать соответствующую перспективу, в гл. II рассмотрены важнейшие обобщения современной биологической науки. В первой части книги («Биология клетки и молекулярная биология») описаны структура и ультраструктура клеток и их химические компоненты, а также дан краткий обзор строения вещества и некоторые основы химии. Вводится представление о биологически полезной энергии и прослеживаются превращения энергии, получаемой от Солнца и проходящей через биологические системы — хлоропласты и митохондрии — до конечного этапа, на котором энергия используется для совершения работы или осуществления биосинтетических реакций (биоэнергетика). Рассмотрены энергетические потребности организма, пути биосинтеза некоторых малых и больших молекул и участвующие в этом регуляторные механизмы. В последней главе первой части обсуждается проблема передачи информации в биологических системах, концепция гена и механизмы синтеза нуклеиновых кислот и белков, общая схема которого составляет так называемый «центральный постулат» молекулярной биологии.

Содержание второй части («Генетика и эволюция») непосредственно вытекает из предшествующего рассмотрения передачи биологической информации от одного поколения клеток к другому. Вначале изложена классическая менделевская генетика, а затем на ее основе рассматриваются вопросы генетики популяций

и закон Харди — Вейнберга, что в свою очередь служит основой для рассмотрения дифференциального воспроизведения и принципов органической эволюции.

Третья часть книги содержит краткий обзор основных групп живых организмов и их родственных отношений. Этот обзор служит введением к четвертой части, посвященной вопросам физиологии. Материал здесь представлен не в форме традиционного «каталога» систем органов, а сгруппирован в четыре темы: биологические мембраны и осморегуляция (гл. XVI), питание (гл. XVII), распределительные системы у животных и растений (гл. XVIII) и гомеостаз (гл. XIX).

В пятой части рассматриваются биологические основы поведения, начиная с механизмов координации и интеграции клеточных функций при помощи нервных и гормональных сигналов. Описание рецепторов и эффекторов подводит читателя к подробному разбору принципов поведения организмов (гл. XXIV). В шестой части, посвященной биологии размножения, рассматривается, помимо самого процесса размножения, биология развития, а также сложная и пока еще не разрешенная проблема клеточной дифференцировки.

В последней, седьмой части излагаются основы биологии популяций и рассматриваются проблемы экологии и взаимоотношений человека с окружающей средой, которые привлекают сейчас столь большое внимание.

В приложении дан таксономический обзор основных групп — типов, классов и большинства отрядов (порядков) животных и растений. Им удобно пользоваться для справок, а также для того, чтобы найти место в системе того или иного вида, упоминаемого в тексте.

*К. Вилли
В. Детье*

ВВЕДЕНИЕ. ИСТОРИЧЕСКАЯ ПЕРСПЕКТИВА

Первые живые существа появились на нашей планете, по различным оценкам, 2—4 млрд. лет назад. От этих ранних форм в результате многочисленных изменений и ветвлений возникло около миллиона видов животных и около 400 тыс. видов растений, живущих ныне на Земле, а также огромное число видов растений и животных, которые, появившись, процветали в течение некоторого времени, а затем вымерли. Чтобы как-то управляться с этим необозримым множеством живых организмов, биологи старались объединить их в естественные группы форм, связанных единым происхождением, и выявить основные жизненные процессы, общие для всей живой природы.

В биологии, так же как и в других науках, происходит постоянное взаимодействие между наблюдениями и их интерпретацией, между фактами и объясняющими их теориями. Это взаимодействие иногда называют «научным методом». В свое время биологов часто упрекали в том, что их наука в отличие от физики и химии представляет собой чисто описательную дисциплину и не имеет своей собственной системы теоретических концепций. Однако в последние годы начали выявляться основные принципы биологии и мы сильно продвинулись в понимании жизненных процессов. В самом деле, мы уже умеем воспроизводить многие проявления жизни в так называемых «бесклеточных» системах; для получения таких систем разрушают клетки, выделяя их составные части, а затем воссоединяют некоторые из этих частей в пробирке. Выделенные из клетки хлоропласты могут разлагать воду на кислород и восстановленные продукты, способные реагировать с двуокисью углерода, образуя углеводы, например глюкозу. Изолированные митохондрии и даже их фрагменты осуществляют окислительное фосфорилирование — окисление лимонной или янтарной кислоты с образованием «макроэргических» (богатых энергией) фосфатных связей. Нити актомиозина способны сокращаться в пробирке, если добавить в нее аденозинтрифосфат (АТФ), кальций и калий. Изолированные рибосомы синтезируют белки из аминокислот, а в бесклеточных систе-

мах возможен синтез определенных видов ДНК и РНК, несущих совершенно определенную биологическую информацию.

Нынешний образованный биолог должен знать не только о клетках, кристах и хоаноцитах, о пластидах, пестиках и флоэме, о мейозе, двигательных концевых пластинках и мюллеровых протоках, но и о таких различных вещах, как энтропия, свободная энергия и молекулярная конформация, передача биологической информации, регуляторы с обратной связью и перенос веществ через мембраны, биомасса, экологическая ниша, эволюция, биоценозы и импринтинг.

Живые организмы это островки упорядоченности в океане беспорядка. Им приходится непрерывно расходовать энергию, чтобы поддерживать упорядоченность организации своих составных частей и повышать ее. Поэтому каждый организм действует как преобразователь энергии, превращающий один ее вид, например свет, в другой, например в энергию химических связей в углеводах, образующихся в процессе фотосинтеза у зеленых растений.

Уже в течение многих десятилетий биологические факты и теории находили приложение в медицине, здравоохранении, сельском хозяйстве и охране природы. Еще большее значение они приобретают сейчас, когда человека начинает тревожить загрязнение окружающей среды и он задумывается о мерах, которые следует принять, чтобы обеспечить будущее нашей планеты.

1. УРОВНИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Биология представляет собой огромную совокупность множества фактов и теорий относительно живых организмов. Для того чтобы как-то упорядочить этот необозримый материал, обычно принято отделять изучение растений (*ботаника*) от изучения животных (*зоология*) или рассмотрение структуры организма (*морфология* или *анатомия*) от исследования его функций (*физиология*). Но так как у растений и животных, несмотря на все раз-

личия между ними, есть очень много общего и так как трудно, а иногда и невозможно отделить строение от функции, рассматривая функцию какого-нибудь органа без описания его структуры, то лучше, пожалуй, подразделять биологию в соответствии с различными уровнями организации живого.

Первые биологи занимались изучением целых организмов — целых растений и животных, так как организм представлялся им основной единицей жизни и биологической активности. Этот аспект биологии, который мы могли бы назвать *организменной* биологией, несомненно, и сейчас остается важной стороной биологических исследований и обычно служит вводной ступенью к освоению других уровней биологии.

Изобретение микроскопа и применение его в начале XVII века для исследования живых существ подготовило почву для появления *клеточной теории*, которая была выдвинута в 1838 г. Шлейденом и Шванном. В течение последующего столетия усовершенствование оптики микроскопа и разработка улучшенных методов фиксации тканей, приготовления срезов и их окрашивания создали условия для быстрого развития области, получившей название *цитологии*. Клетка представляет собой основную единицу структуры и функции живого.

Усовершенствование электронного микроскопа, который был изобретен в 1938 году, и разработка соответствующих методов фиксации тканей и получения ультратонких срезов привели к открытию совершенно нового уровня — уровня *субклеточной организации*. Электронная микроскопия вместе с рентгеноструктурным анализом и поляризационной микроскопией позволила получить более ясное представление о форме молекул, из которых построены живые организмы, об ориентации этих молекул и объединении их в более крупные структурные элементы, например мембраны. Быстрое развитие химических и физических методов, позволяющих определять последовательность аминокислот в белках и нуклеотидов в РНК и ДНК, создало предпосылки для расшифровки генетического кода и процессов синтеза специфических белков. Постепенное познание этих аспектов жизни, составляющих область *молекулярной биологии*, ведет к выяснению природы тех преобразований веществ и энергии, которые характерны для жизненных явлений.

Высший уровень организации биологических систем — это уровень популяций и их взаимоотношений с окружающей средой, фи-

зической и биологической. Мы еще только начинаем понимать те многообразные формы, в которых проявляется взаимодействие популяций живых организмов между собой и с физической средой их обитания. Различного рода растения и животные не просто разбросаны по поверхности Земли, а объединены во взаимозависимые сообщества, в состав которых входят производители, потребители и разрушители органического вещества, а также некоторые неживые компоненты среды. Почему сообщества состоят именно из таких, а не каких-либо других организмов, как они взаимодействуют друг с другом и как человек может управлять ими с пользой для себя — таковы важнейшие проблемы в этой области, называемой *экологией*.

2. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

Обычное определение биологии как «науки о жизни» имеет для нас смысл лишь в том случае, если мы имеем известное представление о том, что такое жизнь и что такое наука. Жизнь не поддается простому определению; ее характерные черты — рост, движение, обмен веществ, размножение и приспособление — будут рассмотрены в гл. III. Биология занимается изучением бесчисленных форм живых организмов, их строения, функций, эволюции, индивидуального развития и взаимоотношений с окружающей средой. Она стала слишком обширной наукой, чтобы ее мог охватить один исследователь или чтобы можно было с достаточной полнотой изложить ее в одном учебнике; большинство биологов — специалисты в какой-либо одной из биологических наук. *Ботаника* и *зоология* изучают типы организмов и их взаимоотношения соответственно в растительном и животном царствах. *Анатомия*, *физиология* и *эмбриология* занимаются изучением строения, функций и развития организма; эти науки можно подразделить дальше в зависимости от изучаемых объектов, например выделить физиологию животных, физиологию млекопитающих, физиологию человека. *Паразитология* изучает организмы, живущие в других организмах и существующие за их счет; *цитология* исследует строение, химический состав и функции клеток, а *гистология* занимается свойствами тканей. *Генетика* интересуется способом передачи признаков от одного поколения к другому; это тесно связано с изучением *эволюции*, которое ставит своей целью выяснить, как возникают новые виды и каким образом современные формы произошли от существовавших ранее. Наука о классифи-

кации растений и животных и об их эволюционном родстве известна под названием *систематики* или *таксономии*. Одна из самых молодых биологических наук — это *экология*, изучающая взаимоотношения той или иной группы организмов с окружающей средой; к последней относятся как физические факторы, так и другие живые организмы, служащие изучаемому объекту убежищем или пищей, конкурирующие с ним или охотящиеся за ним.

3. ИСТОЧНИКИ НАУЧНЫХ ДАННЫХ

Вы можете спросить, каким образом стали известны все те биологические факты, которые описаны в этой книге, и откуда мы знаем, что они достоверны. Первоисточником любых сведений служит, конечно, тщательно проверенное наблюдение или экспериментальное исследование.

Прежде некоторые ученые не стремились публиковать открытия, но теперь установилась прочная традиция, согласно которой каждое научное открытие является общим достоянием и должно быть опубликовано. В научной статье не достаточно констатировать открытие того или иного факта; автор должен привести все подробности, имевшие значение при установлении им этого факта, с тем чтобы другие могли подтвердить его данные.

Именно этот критерий *воспроизводимости* позволяет нам принять наблюдение или эксперимент в качестве доказательства истинности факта; наблюдения, которые не могут быть повторены компетентными исследователями, отвергаются.

Сделав открытие, биолог пишет сообщение — так называемую «статью», в которой он описывает свои методы достаточно детально для того, чтобы другой исследователь мог их воспроизвести, приводит результаты своих наблюдений, обсуждает выводы, следующие из этих наблюдений, иногда формулирует объясняющую их теорию и, наконец, указывает место новых фактов в системе современных научных знаний. Биолог знает, что его коллеги подвергнут его открытие строгой проверке, и это служит стимулом для тщательного повторения наблюдений или экспериментов перед их опубликованием. Затем он направляет свою статью в один из специальных журналов соответствующего профиля (считается, что во всем мире издается больше 7500 журналов по различным разделам биологии!), где ее прочитывает один или несколько членов редакционной коллегии, сведущих в данной области науки. Если статью одобряют, она публикуется

и тем самым «входит в литературу» по данному вопросу.

Раньше, когда журналов было меньше, один человек, может быть, и был в состоянии читать их ежемесячно по мере выхода в свет очередного номера, но теперь это явно невозможно. В этом затруднительном положении биолога выручают такие журналы, как, например, „Biological Abstracts“, которые помещают краткие изложения, или рефераты, всех опубликованных статей, группируя их по областям науки или проблемам; в реферате приводятся результаты исследования и дается ссылка на журнал, в котором опубликована оригинальная работа¹. Еще более краткие сведения дает журнал «Current Contents», который просто публикует перечни научных статей, появляющихся в нескольких сотнях журналов, с указанием авторов, названия журнала, тома и страницы.

Существует довольно много журналов, публикующих исключительно обзоры новых достижений в соответствующих областях науки; таковы, например, «Physiological Review», «The Botanical Review», «Quarterly Review of Biology», «Annual Review of Physiology» и «Nutrition Reviews». Таким образом, новый факт или новая теория получают широкую известность благодаря публикации в специальном журнале и упоминанию в реферативных и обзорных журналах, а в конечном итоге могут войти в учебники, где им уделят несколько строк.

Еще одним средством распространения новых знаний служат годовые собрания обществ ботаников, генетиков, физиологов и других специалистов, где докладывают и обсуждают научные работы. Время от времени происходят национальные и международные конференции, называемые *симпозиумами*, на которых специалисты в той или другой области обсуждают новейшие открытия и современное состояние данной области. Материалы таких симпозиумов обычно издаются в виде книг.

4. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Интерес к растениям и животным, вероятно, возник у наших предков еще до того, как появился *Homo sapiens*: обезьянолюди и человекообезьяны — наши предшественники в эволюции, — без сомнения, очень рано познали ряд практических сведений; например, какие

¹ В СССР издается реферативный журнал «Биология», охватывающий всю мировую литературу по всем областям биологии. — *Прим. ред.*

растения пригодны в пищу, какие животные опасны, а на каких можно охотиться ради их мяса или меха, где встречаются эти растения и животные и т. д. Некоторые представления доисторического человека о современных ему животных дошли до нас в виде наскальных изображений на стенах пещер.

Древние цивилизации Китая, Месопотамии и Египта накопили множество сведений о растениях и животных и одомашнили крупный рогатый скот, овец, свиней, кошек, гусей и уток. Греческие философы, жившие в VI и V веках до н. э. — Анаксимандр, Ксенофан, Эмпедокл и другие, — выдвигали различные умозрительные теории о происхождении растений и животных. Аристотель (384—322 годы до н. э.), один из величайших греческих философов, писал о многих вещах, и в некоторых его сочинениях рассматривались биологические проблемы. Его «*Historia animalium*» содержит много разнообразных сведений о животном мире Греции и близких к ней областей Малой Азии. Сделанные им описания животных вполне удовлетворительны, и в них нетрудно узнать ряд современных видов. Широта и глубина биологических интересов Аристотеля поразительны: например, он тщательно изучил развитие цыпленка, размножение акул и пчел; он развил теорию, согласно которой растения и животные, постепенно изменяясь, поднимались вверх по «лестнице природы», побуждаемые внутренним стремлением к более сложной и более совершенной организации. Вклад Аристотеля в логику, например разработка системы индуктивного перехода от частных фактов к обобщению, объясняющему все эти факты, имел неоценимое значение для всех областей науки.

Греческий врач Гален (131—201 годы н. э.) одним из первых начал экспериментировать на животных и производить вскрытия. Будучи первым физиологом-экспериментатором, он сделал ряд важных открытий, касающихся функций головного мозга и нервов, и доказал, что артерии содержат кровь, а не воздух. В вопросах анатомии человека он оставался непрекаемым авторитетом на протяжении примерно тринадцати веков, хотя в его описаниях имеются довольно существенные ошибки: дело в том, что Гален вскрывал свиней и обезьян, а не трупы людей. Плиний (23—79 годы н. э.) составил энциклопедическую компиляцию (37 томов!), содержащую сведения о всевозможных животных и местах их обитания; это была удивительная смесь реальных фактов и вымыслов.

Переход к эпохе Возрождения в науке начинался медленно и был возведен трудами та-

ких ученых, как Роджер Бэкон (1214—1294) и Альберт Великий (1206—1280), которых интересовали все области естественных наук и философия. Гениальный Леонардо да Винчи (1452—1519) был не только живописцем, инженером и изобретателем, но также анатомом и физиологом. Некоторые из его многочисленных оригинальных наблюдений из области биологии стали известны лишь намного позже, когда были расшифрованы записи в его тетрадях.

Андрей Везалий (1514—1564) — бельгиец, который был профессором Падуанского университета в Италии, — вскрывал человеческие трупы и делал четкие зарисовки того, что он видел; при этом он обнаружил много неточностей в анатомических описаниях Галена. В 1543 году он опубликовал свои наблюдения и рисунки в книге «*De Humani corporis fabrica*» и таким образом заложил основы современной анатомии. Везалий подчеркивал, что следует опираться не на авторитет Галена, а на тщательные оригинальные наблюдения; этим он навлек на себя критику и в конце концов был вынужден покинуть должность профессора.

Большой вклад в понимание процессов кровообращения внес английский врач Уильям Гарвей (1578—1657), получивший медицинское образование в Падуанском университете, где ранее преподавал Везалий. В 1628 году Гарвей опубликовал свой трактат «*Exercitatio anatomica de motu cordis et sanguinis in animalibus*». Раньше врачи безоговорочно принимали теорию Галена о том, что кровь образуется в печени из пищи и поступает в органы тела, где полностью используется. Полагали, что в сердце нет мышечной ткани и что оно лишь пассивно расширяется под действием втекающей в него крови. Гарвей, основываясь на прямых наблюдениях, описал, каким образом сначала предсердия, а затем желудочки наполняются кровью и выталкивают ее сокращением своих мышечных стенок. Он экспериментально показал, что кровь вытекает из перерезанной артерии толчками, ритм которых соответствует ударам сердца, и что если пережать вену, то по одну сторону от места наложения лигатуры (дальше от сердца) она наполняется кровью, а по другую (ближе к сердцу) запустевает, так как кровь уходит из нее. Он установил, что в венах есть клапаны, позволяющие крови течь по направлению к сердцу, но не в обратном направлении. На основании этих наблюдений Гарвей высказал предположение, что кровь оттекает от сердца по артериям и возвращается к нему по венам. Определив объем крови, выталкиваемой из сердца при каждом ударе, и

число этих ударов в минуту, он смог вычислить общий объем крови, проходящей ежеминутно через сердце. Объем этот оказался настолько большим, что кровь явно не могла бы всякий раз образовываться в печени заново; ясно было, что она используется многократно, вновь и вновь проходя один и тот же путь. Эти рассуждения были первыми количественными соображениями в физиологии. Гарвей заключил, что артерии соединены с венами очень тонкими сосудами, замыкающими круг кровообращения, хотя он не мог их видеть. В более поздний период своей жизни Гарвей тщательно изучил развитие цыпленка, опубликовал свои результаты и высказал предположение, что млекопитающие, подобно курам, также развиваются из яйца.

Когда Янсенс в 1590 году и Галилей в 1610 году сконструировали микроскоп, открылись возможности для изучения многих биологических проблем нового типа. Одними из первых использовали микроскоп Роберт Гук (1635—1703), Марчелло Мальпиги (1628—1694), Антони ван Левенгук (1632—1723) и Ян Сваммердам (1637—1680), которые исследовали строение растительных и животных тканей. При помощи микроскопа с увеличением примерно в 30 раз Гук обнаружил «клетки» на срезе пробки. Левенгук, пользуясь линзами, дававшими увеличение в 270 раз, описал сперматозоиды человека, бактерии, простейших и ядра в клетках крови. Мальпиги удалось увидеть капилляры, соединяющие артерии с венами. Эти наблюдения над клетками не сопровождались какими-либо существенными успехами в теоретическом отношении до тех пор, пока в начале XIX века не была сформулирована клеточная теория. В XIX веке биология клетки быстро развивалась; этому способствовали крупные достижения в создании линз для микроскопов. Броун в 1833 году описал ядро растительной клетки, а Шлейден и Шванн в 1839 году — ядрышко. Новой ступенью в развитии клеточной теории явилось знаменитое положение Вирхова (1855): «Все клетки возникают только в результате деления существовавших ранее клеток». В 1880 году Флеминг описал хромосомы и последовательность событий при митозе, а в 90-х годах прошлого века были выяснены и более сложные явления, происходящие в клеточном ядре во время мейоза.

Джон Рэй (1627—1705) и Карл Линней (1707—1778) создали систему классификации растений и животных и ввели биномиальную номенклатуру (с использованием двух наименований — родового и видового), которая поз-

волила дать каждой форме животных и растений определенное научное название. Такую номенклатуру впервые последовательно применил Линней в 10-м издании своей «Системы природы» (1758).

Карл Эрнст фон Бэр опубликовал в 1828 году свои «Исследования о развитии животных», в которых суммировал все, что открыли в этой области Фабрициус (профессор анатомии в Падуде, учитель Гарвея), Гарвей, Мальпиги и Каспар Вольф. В этой книге Бэр сформулировал обобщение, известное теперь как *закон Бэра*, согласно которому особенности, общие для всех представителей какой-либо группы животных, появляются в процессе развития зародыша раньше, чем более специфические признаки, отличающие членов этой группы друг от друга. Например, анатомические структуры, характерные для всех позвоночных (головной и спинной мозг, осевой скелет, дуги аорты и сегментарная мускулатура), появляются на более ранних стадиях, чем образования, свойственные лишь отдельным классам позвоночных (конечности у четвероногих животных, перья у птиц и волосяной покров у млекопитающих). В последнюю очередь формируются особенности, характерные для отдельных семейств, родов и видов. На ранних стадиях развития строение зародышей очень сходно у всех представителей любой обширной группы (типа) животных.

Закон Бэра был сформулирован задолго до того, как Дарвин представил убедительные доводы в пользу теории эволюции; впоследствии Мюллер и Геккель по-новому истолковали его в свете эволюционного учения. Геккель назвал его *биогенетическим законом*, кратко выразив его сущность словами «онтогенез повторяет филогенез». Организмы в процессе индивидуального развития обнаруживают тенденцию вновь проходить ту же самую последовательность стадий, которую они прошли в ходе своей эволюции. Это «повторение» часто бывает сильно сокращено и видоизменено, и многие этапы эволюционного развития полностью выпадают из последовательности индивидуального (онтогенетического) развития. При этом у зародыша наблюдаются не те признаки, которыми предковые формы обладали во взрослом состоянии, а определенные черты *зародышей* этих форм. Биогенетический закон полезен в том отношении, что он позволяет объяснить такие на первый взгляд непонятные особенности развития, как появление жаберных щелей и мезонефрических канальцев у зародышей высших позвоночных. Бэр создал также теорию зародышевых листков и подчеркивал

необходимость сравнительного изучения процессов развития у различных животных.

Как только биологи описали последовательность событий, происходящих в процессе развития любого организма, и обнаружили их поразительную упорядоченность, естественно возник вопрос: какие силы направляют все эти события таким образом, что из единственной клетки — оплодотворенного яйца — получается взрослая форма со всей ее сложнейшей организацией? В XVII и XVIII веках в качестве объяснения процессов развития широким признанием пользовалась теория *преформации*. По существу, эта теория не объясняла развитие, а отрицала его, ибо в ней предполагалось, что яйцо (или сперматозоид) содержит все существенные структуры взрослого организма, а развитие сводится к «развертыванию» уже сформированных зачатков. Если вскрыть куколку бабочки, в ней можно увидеть все части взрослого насекомого, плотно сложенные и готовые расправиться, когда наступит время освобождения из тесной оболочки. Разрезав почку растения, можно обнаружить в ней сложенный лист или цветок со всеми его частями. По аналогии утверждали, что и яйцо содержит все структуры будущего зародыша, только они прозрачны, плотно сложены и очень малы, а поэтому их трудно рассмотреть. Шел оживленный спор между теми, кто полагал, что все части зародыша находятся в яйце, сперматозоиды же просто паразиты, обитающие в семенной жидкости, и теми, кто помещал все структуры зародыша в сперматозоид, отводя яйцу роль питательной среды для их развития. Когда Боннэ в 1745 году установил, что некоторые насекомые, например тли, могут развиваться партеногенетическим путем из неоплодотворенных яиц, это послужило веским доводом против того, что зародыш преформирован в сперматозоиде.

Противоположное представление о так называемом *эпигенезе*, т. е. постепенной структурной дифференцировке организма во время его развития из относительно однородного яйца, было выдвинуто в 1759 году Каспаром Вольфом. Вольф, тщательно исследовав развивающееся куриное яйцо на самых ранних стадиях, не смог обнаружить в нем никаких частей будущего зародыша. Яйцо действительно обладало некоторой структурой, но эта структура не имела ничего общего со строением зародыша на более поздних стадиях развития. Вольф пришел к выводу, что яйцо содержит не преформированного зародыша, а только материал, из которого ему предстоит образоваться. Спор между двумя школами эмбриологов — префор-

мистами и эпигенетиками — многократно возрождался, принимая в свете новых открытий новые формы. Этот вопрос помогла разрешить экспериментальная эмбриология, которая появилась в конце XIX века. Что произойдет, если отделить друг от друга первые две клетки, образовавшиеся в начале дробления оплодотворенного яйца, и дать им возможность развиваться независимо? Согласно теории преформации, из каждой такой клетки разовьется зародыш, у которого будет недоставать половины органов и частей тела. А согласно теории эпигенеза, каждая из этих клеток должна превратиться в полного зародыша, только несколько меньшей величины. Вильгельм Ру произвел такой эксперимент, разрушая горячей иглой одну из клеток развивающегося яйца лягушки на двухклеточной стадии (стадия двух бластомеров). Дальнейшее развитие шло так, как будто из яйца должна сформироваться лишь одна половинка зародыша. Такой результат — образование дефектного зародыша — соответствовал предсказанию теории преформации. Позже, однако, выяснилось, что причиной этого была неудачная методика опыта. В этом эксперименте одну из двух клеток убивали, но мертвую клетку не удаляли, и именно ее присутствие приводило к нарушению развития другой, неповрежденной половинки яйца. Если две клетки полностью разделить, перетянув их волосяной петлей, каждая из них разовьется в нормального, целого эмбриона.

В дальнейшем развитии физиологии после Уильяма Гарвея большую роль сыграли Рене Декарт (1596—1650), Чарлз Белл (1774—1842) и Франсуа Мажанди (1783—1855), внесшие значительный вклад в понимание функций головного мозга и спинномозговых нервов. Иоганнес Мюллер (1801—1858) изучал свойства нервов и капилляров; написанный им учебник физиологии возбудил большой интерес к этой области и послужил стимулом для многочисленных исследований. Клод Бернар (1813—1878) — один из активных пропагандистов экспериментальной физиологии — обогатил наши знания о функциях печени, сердца, головного мозга и плаценты.

Джон Хантер (1728—1793) и Жорж Кювье (1769—1832) одни из первых стали изучать сходные образования у различных животных, положив начало развитию *сравнительной анатомии*. Ричард Оуэн (1804—1892) ввел представление о гомологии и аналогии. Кювье был также одним из первых исследователей ископаемых форм, и его считают основателем *палеонтологии*. Несмотря на это, Кювье твердо верил в неизменяемость видов и вел ожесто-

ченные споры с Ламарком, который в 1809 году выдвинул теорию эволюции, основанную на представлении о передаче по наследству приобретенных признаков.

В последние сто лет биология развивалась поистине поразительными темпами. За это время сформировались такие ее разделы, как цитология, генетика, теория эволюции, биохимия, биофизика, эндокринология, экология. Открытия в области химии и физики и непрерывное совершенствование физических и химических методов исследования создали возможность по-новому подойти к изучению многих биологических проблем.

5. БИОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ И ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЯ

При изучении биологии мы сталкиваемся с множеством названий и терминов, которыми обозначаются различные виды и группы растений и животных, их морфологические структуры и функциональные механизмы, а также взаимоотношения между ними. Для того чтобы обеспечить максимальную точность и иметь терминологию, понятную ученым всех стран, биологи обычно пользуются, где это возможно, латинскими словами; при создании новых терминов для обозначения вновь открытых структур или процессов принято использовать латинские или греческие корни, придавая слову в целом латинизированную форму. При написании этой книги мы всячески старались вводить в текст как можно меньше новых терминов; однако многие из них составляют по существу неотъемлемую часть обсуждаемых концепций и принципов и обойтись без них невозможно.

Для тех размеров и тех количеств вещества, с которыми приходится иметь дело на клеточном уровне, нужны соответствующие единицы измерения. К подобным единицам длины относятся микрон ($1 \text{ мкм} = 10^{-6} \text{ м}$) и нанометр ($1 \text{ нм} = 10^{-12} \text{ м}$). Массу выражают в нанограммах ($1 \text{ нг} = 10^{-9} \text{ г}$) или пикограммах ($1 \text{ пг} = 10^{-12} \text{ г}$) или же в дальтонах (дальтон — единица молекулярной массы, равная массе атома водорода).

Некоторое представление о диапазоне размеров биологических объектов дает рис. 1.

6. ПРИМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ

По мере чтения этой книги читатель получит представление о некоторых практических применениях биологических знаний — об использовании их в медицине и здравоохранении,

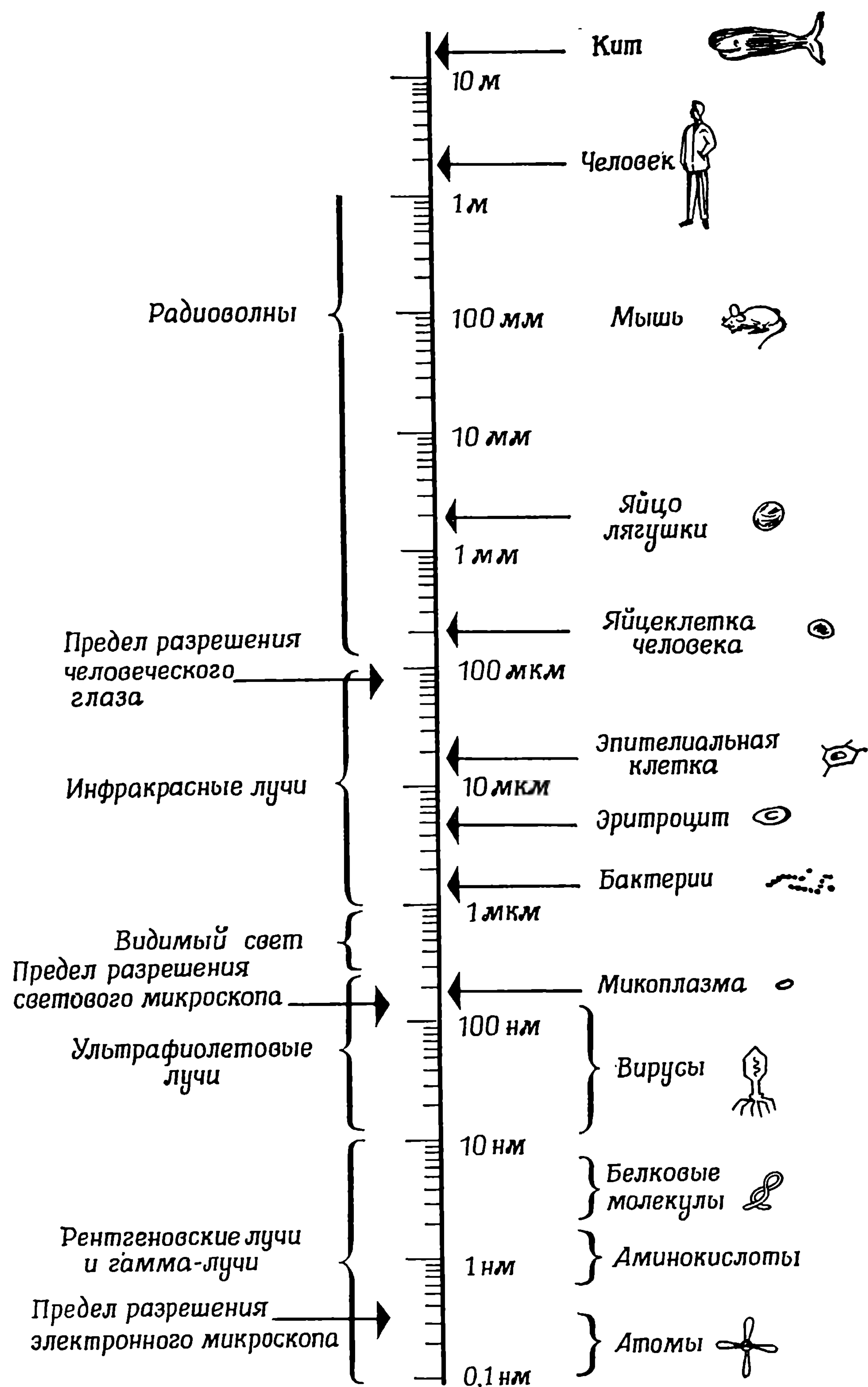


Рис. 1. Размеры биологических объектов. Для того чтобы поместить на одном рисунке весь диапазон размеров, встречающихся в живой природе, использован логарифмический масштаб.

в сельском хозяйстве и охране природы и т. п. Кроме того, изучение биологии имеет и эстетическую ценность. Нельзя ожидать, что студент выучит все или хотя бы многие названия и признаки огромного множества разнообразных растений и животных, однако, зная строение и жизненные отправления основных типов организмов, он получит значительно больше удовольствия от прогулки по лесу или поездки на берег моря. Обычно горожанин видит лишь небольшой уголок обширной панорамы животного и растительного мира — ведь очень многие организмы обитают в местах, где их не так просто наблюдать, например в море или таких областях суши, до которых трудно добраться. Экскурсии в ботанические сады, зоопарки, аквариумы и музеи помогут полу-

читать некоторое представление о громадном разнообразии живых организмов.

Невозможно описывать разнообразные формы жизни, не упоминая об их местообитаниях. Это подводит нас к одной из основных общих концепций биологии — к представлению о том, что организмы, населяющие данную местность, находятся в тесных взаимоотношениях между собой и с окружающей средой. Изучение этих взаимоотношений чрезвычайно важно.

Современные организмы более или менее тесно связаны между собой эволюционным родством. При рассмотрении каждой из основных форм жизни касающиеся ее факты будет легче понять и запомнить, если мы попытаемся найти для нее надлежащее место в сложном переплетении ткани живой природы.

При обсуждении биологических законов мы сосредоточим внимание преимущественно на человеке, чтобы показать его истинное место в мире живого. Ведь только по его собственному, несколько пристрастному мнению он стоит в центре Вселенной, тогда как другие животные и растения существуют лишь для того, чтобы служить ему. По численности, величине, силе, выносливости и способности к приспособлению он уступает многим животным, а пытаясь приспособиться к окружающим условиям (что, как мы увидим, можно считать самым важным биологическим атрибутом всякого живого организма), он часто терпит неудачу. Тем не менее при изучении основ общей биологии целесообразнее и интереснее избрать в качестве основного объекта человека.

НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ОБОБЩЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК

7. ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ ПОДЧИНЯЮТСЯ ЗАКОНАМ ФИЗИКИ И ХИМИИ

Одно из основных обобщений современной биологии состоит в том, что все *явления жизни подчиняются законам физики и химии* и могут быть объяснены с помощью этих законов. Вплоть до начала XX века большинство людей, в том числе и большая часть биологов, были убеждены, что жизненные процессы в самой своей основе чем-то отличаются от процессов, происходящих в неживых системах. Позднее в результате огромных успехов в понимании химических и физических явлений стало ясно, что и множество проявлений жизни, хотя они гораздо более сложны, можно объяснить в понятиях физики и химии, не привлекая для этого таинственной жизненной силы. Свойства живых клеток и организмов, казавшиеся в свое время столь загадочными, становятся вполне понятными. Многие сложные процессы, свойственные живым системам, уже можно при надлежащих условиях воспроизвести в пробирке. Все это естественно приводит к убеждению, что при достаточно глубоком знании физики и химии живых систем мы смогли бы воссоздать живое из неживого.

8. КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Другое важнейшее обобщение биологии — *клеточная теория*. В ее современной форме эта теория утверждает, что все живые организмы — животные, растения и бактерии — состоят из клеток и из продуктов их жизнедеятельности; что новые клетки образуются путем деления существовавших ранее клеток; что все клетки в основном сходны по химическому составу и обмену веществ и что активность организма как целого складывается из активности и взаимодействия отдельных клеток.

Клетки впервые описал Роберт Гук, который рассматривал кусочек пробки под одним из весьма несовершенных микроскопов XVII века; то, что он при этом увидел (рис. 2), были на самом деле стенки отмерших клеток. Лишь спустя почти двести лет биологи поняли,

что главную роль играет не стенка клетки, а ее внутреннее содержимое.

Подобно многим другим основополагающим концепциям, клеточная теория не есть плод мысли и исследований одного ученого. Авторами этой теории обычно считают ботаника Маттиаса Шлейдена и зоолога Теодора Шванна, которые в 1838 г. впервые констатировали, что

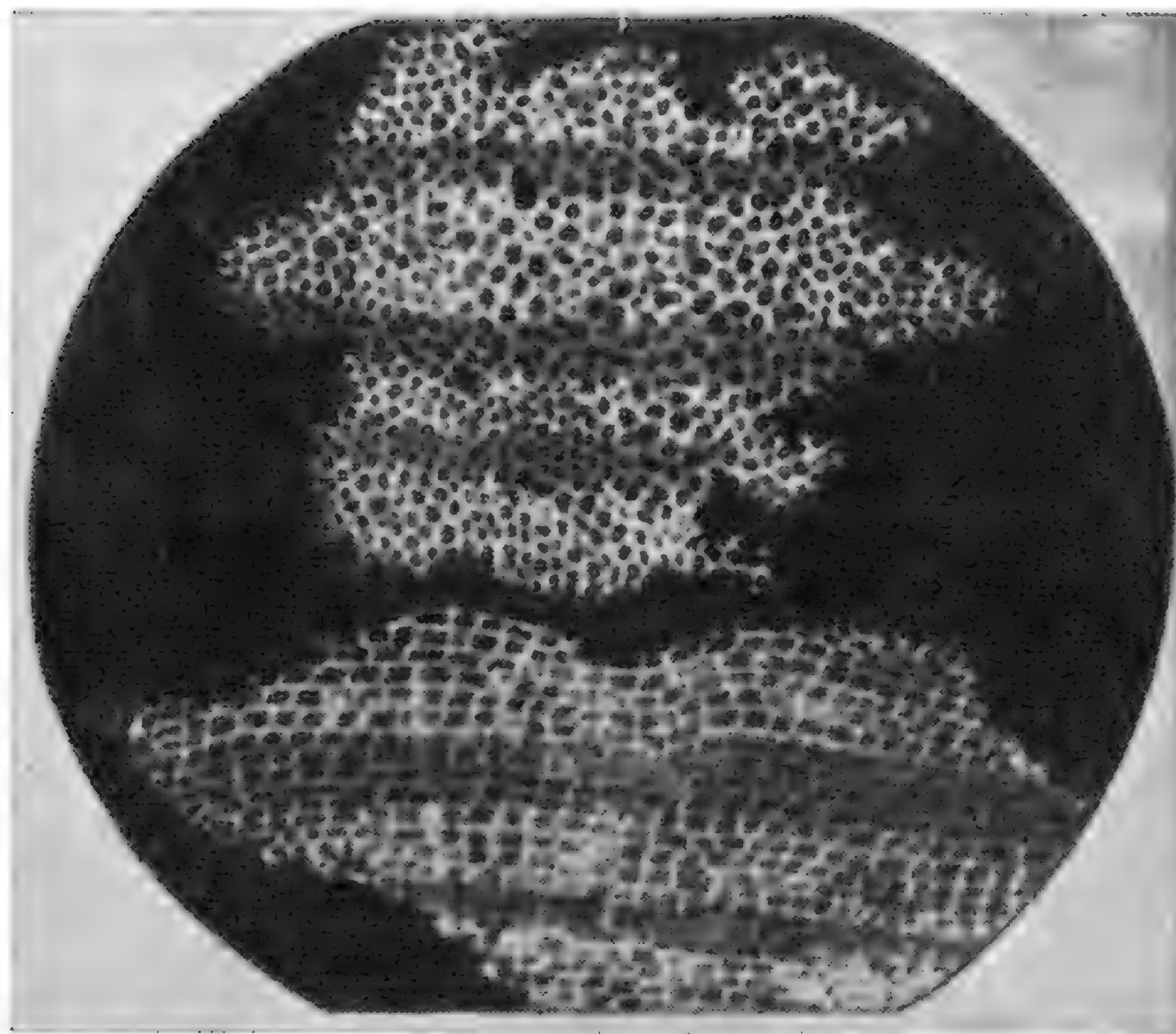


Рис. 2. Микроскопическая структура тонкого среза пробки.

Рисунок Роберта Гука из его книги «Микрография», опубликованной в 1665 году. Гук описал в этой книге многие из тех объектов, которые он исследовал с помощью сконструированного им микроскопа.

растения и животные представляют собой скопления клеток, расположенных в определенном порядке. Однако Дютроше еще в 1824 году утверждал, что «ткани всех организмов состоят, по существу, из чрезвычайно мелких шаровидных клеток, связанных между собой, по-видимому, только обычными силами адгезии; все ткани и органы животных представляют собой клеточную ткань, различным образом видоизмененную». Еще до этого в 1809 году Ламарк писал: «Тело является живым лишь в том случае, если его составные части построены

из клеток». Дютроше считал, что рост происходит в результате увеличения объема отдельных клеток и добавления новых маленьких клеточек. Клеточное ядро, признаваемое теперь неизменным компонентом почти всех клеток, было впервые описано Робертом Броуном в 1831 году. Как это случилось и во многих других областях науки, Шлейден и Шванн, не будучи первыми авторами, провозгласившими некий принцип, тем не менее сформулировали его столь ясно и убедительно, что идея приобрела популярность и в конце концов была принята большинством биологов того времени.

9. БИОГЕНЕЗ

По-видимому, нет таких случаев, на которые не распространялось бы третье обобщение: *все живое происходит только от живого*. По существу это логическое следствие клеточной теории, которое впервые четко сформулировал Рудольф Вирхов: «Все живые клетки возникают из предсуществующих живых клеток». Иными словами, самопроизвольное образование клеток из неживой материи невозможно. Представление о том, что даже такие довольно крупные организмы, как черви, лягушки и крысы, могут возникать путем *самопроизвольного зарождения*, оставалось широко распространенным вплоть до конца XVII века, пока оно не было, наконец, опровергнуто экспериментами Реди и Спалланцани (см. разд. 139).

Опыты Пастера, Тиндаля и других исследователей, проведенные более ста лет назад, убедительно доказали, что микроорганизмы, например бактерии, также не могут возникать из неживого вещества путем самозарождения. Еще до этих опытов ученые, не верившие в самопроизвольное зарождение жизни, установили, что если поместить питательную среду в сосуд, закрытый пробкой, и прокипятить ее, то после охлаждения в сосуде уже не появится никаких организмов. Сторонники самозарождения отвечали на это, что при кипячении разрушается какое-то питательное вещество, необходимое для возникновения жизни, и что именно поэтому не происходит зарождения организмов. Пастер в своих экспериментах наливал питательный бульон (из сахара и дрожжей) в колбы, горлышко которых было вытянуто в длинную S-образную трубку (рис. 3, Б), и кипятил бульон, чтобы убить все бактерии, которые могли там находиться. При использовании колб с прямым горлышком пылинки с прилипшими к ним бактериями оседали на поверхность бульона, где очень скоро появлялись колонии бактерий (рис. 3, А). В колбах

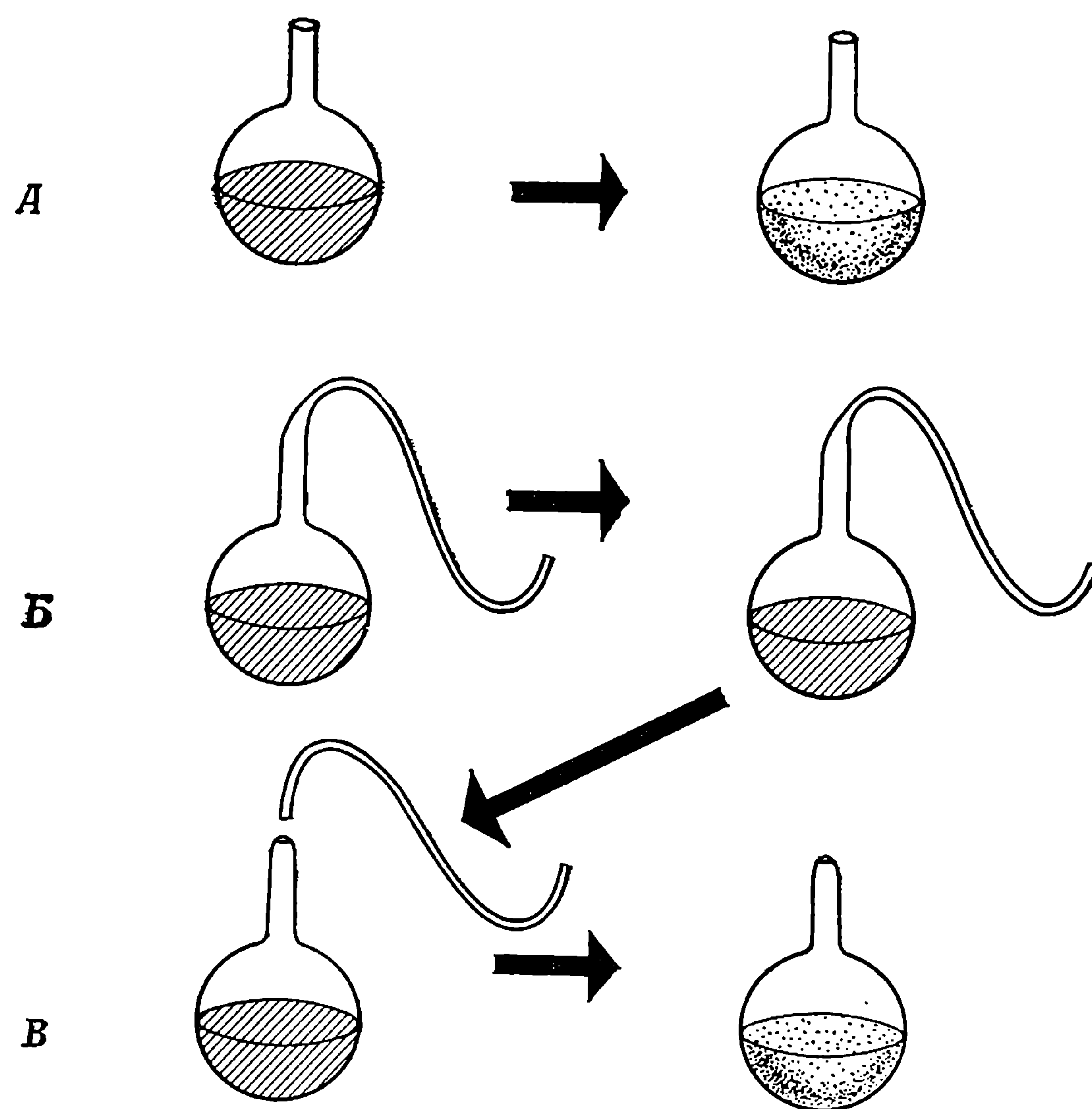
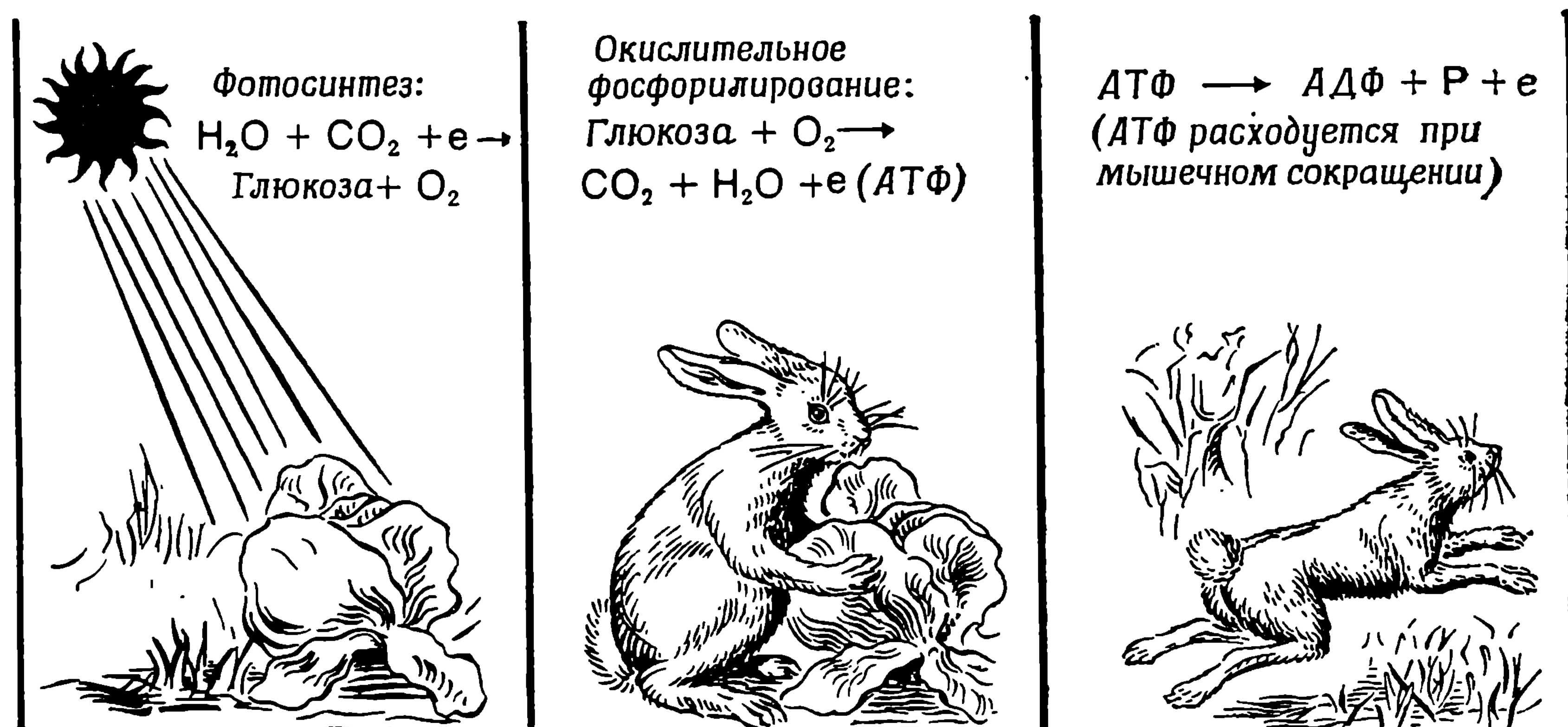


Рис. 3. Эксперименты Пастера, опровергающие представление о самопроизвольном зарождении микроорганизмов (объяснение — в тексте).

с S-образными трубками бульон тоже не был изолирован от наружного воздуха, однако бактерии не попадали в питательную среду, так как задерживались пленкой влаги на внутренней поверхности тонкой изогнутой трубки. Эта пленка действовала как фильтр. В таких колбах бульон можно было оставить на несколько недель или месяцев, и в нем не появлялось никаких микробов. Далее Пастер показал, что если изогнутую трубочку отломать, то в бульоне быстро развивается множество бактерий (рис. 3, В). С помощью серии подобных опытов он установил, что бактерии, появившиеся в бульоне, не возникали путем самозарождения; эти бактерии находились в воздухе и попадали на питательную среду вместе с частицами пыли.

В последние годы стало ясно, что, хотя в настоящее время самопроизвольного зарождения жизни не происходит, оно все-таки, вероятно, произошло миллиарды лет назад, когда жизнь впервые появилась на нашей планете. И если в наше время самозарождение живых организмов в высшей степени маловероятно, то в ту первичную эпоху, в совершенно иных условиях среды, оно, по-видимому, действительно происходило.

Рис. 4. Поток энергии от Солнца через зеленые растения к животным.



10. ЖИВЫЕ КЛЕТКИ КАК ПРЕОБРАЗОВАТЕЛИ ЭНЕРГИИ

Живые организмы и составляющие их клетки — это не тепловые машины, а *преобразователи*, которые превращают химическую энергию пищи — энергию, первоначально уловленную зелеными растениями из солнечного света, — в электрическую, механическую, осмотическую или какую-нибудь иную форму, в которой она может быть использована живыми организмами.

Каждая живая клетка обладает весьма эффективными и сложными механизмами для преобразования энергии. Лучистая энергия солнечного света — главный источник энергии для всех форм жизни на Земле. Первое из важнейших преобразований энергии на нашей планете осуществляют зеленые растения. Они превращают лучистую энергию Солнца в химическую энергию, которая запасается в форме связей, соединяющих атомы в определенных молекулах, например в глюкозе (рис. 4.). Этот первый этап преобразования энергии называется *фотосинтезом*: зеленые растения осуществляют его при помощи пигмента хлорофилла, который позволяет клеткам превращать лучистую энергию в химическую. Эта химическая энергия используется затем для синтеза углеводов и других веществ из двуокиси углерода и воды.

Второй важнейший этап в цепи преобразований энергии на нашей планете совершается во всех клетках, как растительных, так и животных, при дыхании. В процессе дыхания химическая энергия углеводов и других молекул в результате окисления этих молекул преобразуется в биологически полезную энергию. Использование клетками таких пищевых веществ, как глюкоза, происходит путем ряда

ферментативных реакций; освобождающаяся при этом энергия запасается в форме макроэргических связей *аденозинтрифосфата* (АТФ).

На третьем этапе преобразований химическая энергия, полученная из пищевых веществ и связанная в форме АТФ, используется клетками для совершения разнообразных видов работы. АТФ служит источником энергии, необходимой для передачи нервных импульсов, для мышечного сокращения, для синтеза сложных макромолекул из более простых составных частей и для множества других жизненных функций. При осуществлении всех этих биологических функций энергия в конце концов рассеивается в окружающую среду в бесполезной для организма форме — в форме тепла. Ни в одном из этих случаев преобразования энергии клетка не работает как тепловая машина. Ни глюкоза, ни какие-либо другие молекулы не «сжигаются» в строгом смысле этого слова.

11. ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Представление об эволюции живых организмов — одно из важнейших обобщений биологической науки. Все многочисленные формы растений и животных, существующие ныне, не были созданы *de novo*, а произошли от существовавших ранее более простых организмов путем постепенных изменений, накапливавшихся в последовательных поколениях, — такова сущность этой великой объединяющей концепции биологии (рис. 5). Элементы этой идеи в неявной форме содержались в произведениях некоторых греческих философов, от Фалеса до Аристотеля, живших до нашей эры. Мысли об эволюции органического мира высказывали многие философы и естествоиспы-

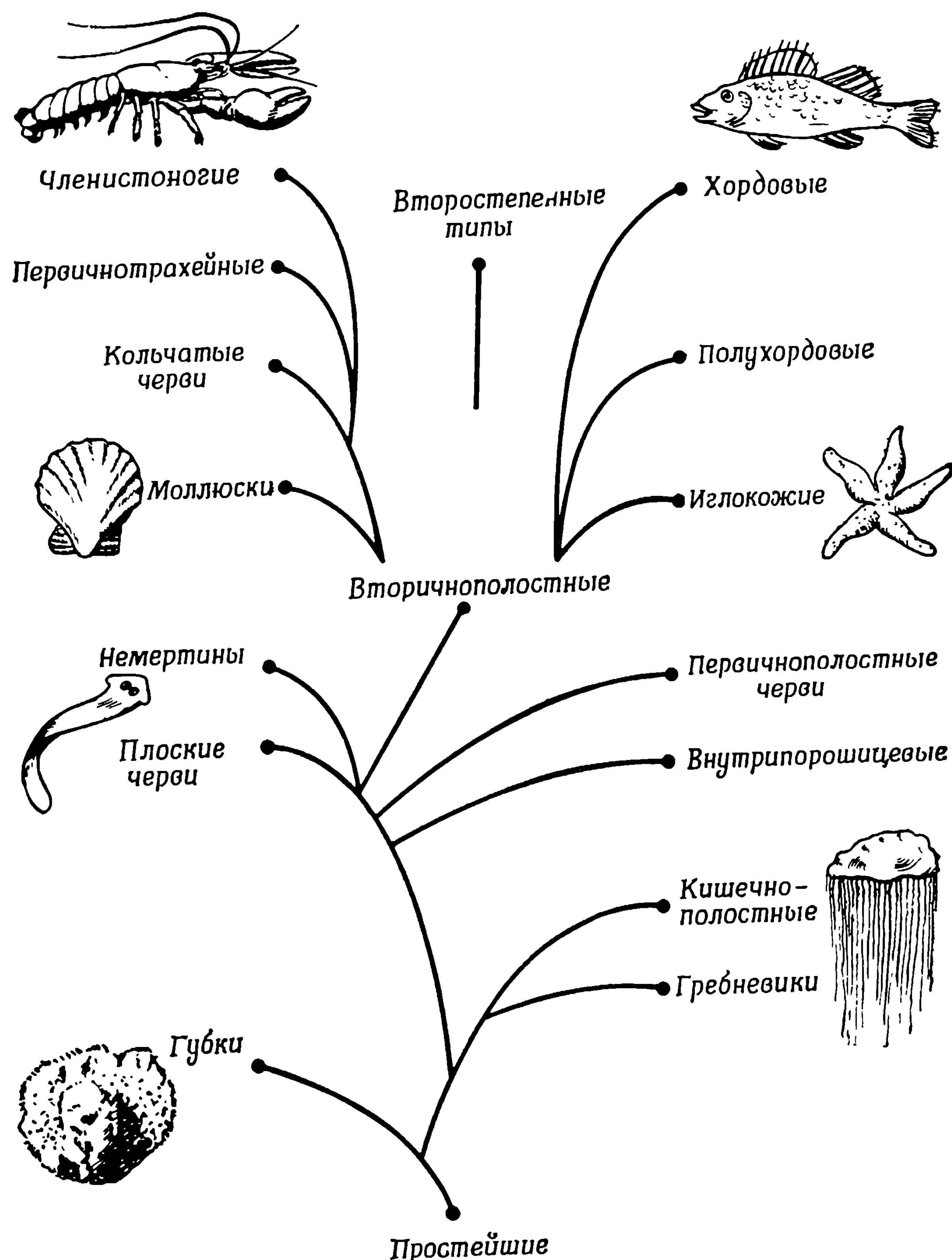


Рис. 5. Эволюционное дерево, показывающее родственные связи между важнейшими группами животных.

татели в период с XIV по XIX век. Однако лишь после того, как Чарлз Дарвин опубликовал в 1859 году свою книгу «Происхождение видов путем естественного отбора», теория эволюции привлекла к себе всеобщее внимание. В этой книге Дарвин привел массу подробных фактических данных и убедительных доводов в пользу того, что органическая эволюция действительно имеет место. Для того чтобы объяснить, каким образом может происходить эволюция, Дарвин выдвинул *теорию естественного отбора*.

Согласно этой теории, любая группа животных или растений имеет тенденцию к изменчивости; организмов каждого вида рождается больше, чем может найти себе пищу и выжить; между множеством рождающихся особей происходит борьба за существование; те особи, которые обладают признаками, дающими им какое-либо преимущество в этой борьбе, имеют больше шансов выжить, чем особи, лишенные

таких признаков; выжившие организмы передают эти выгодные признаки своему потомству, так что благоприятные изменения передаются последующим поколениям. Ядро теории Дарвина составляет концепция борьбы за существование и «выживания наиболее приспособленных», передающих выгодные признаки своему потомству. Эта концепция занимала центральное место в биологической теории на протяжении последующих ста лет; с некоторыми поправками, внесенными в нее позднейшими открытиями в области генетики и эволюции, ее принимает и большинство современных биологов.

12. ГЕННАЯ ТЕОРИЯ

Уже больше ста лет назад было известно, что каждый новый организм возникает в результате соединения яйца и сперматозоида (рис. 6); но каким образом эти крошечные ко-

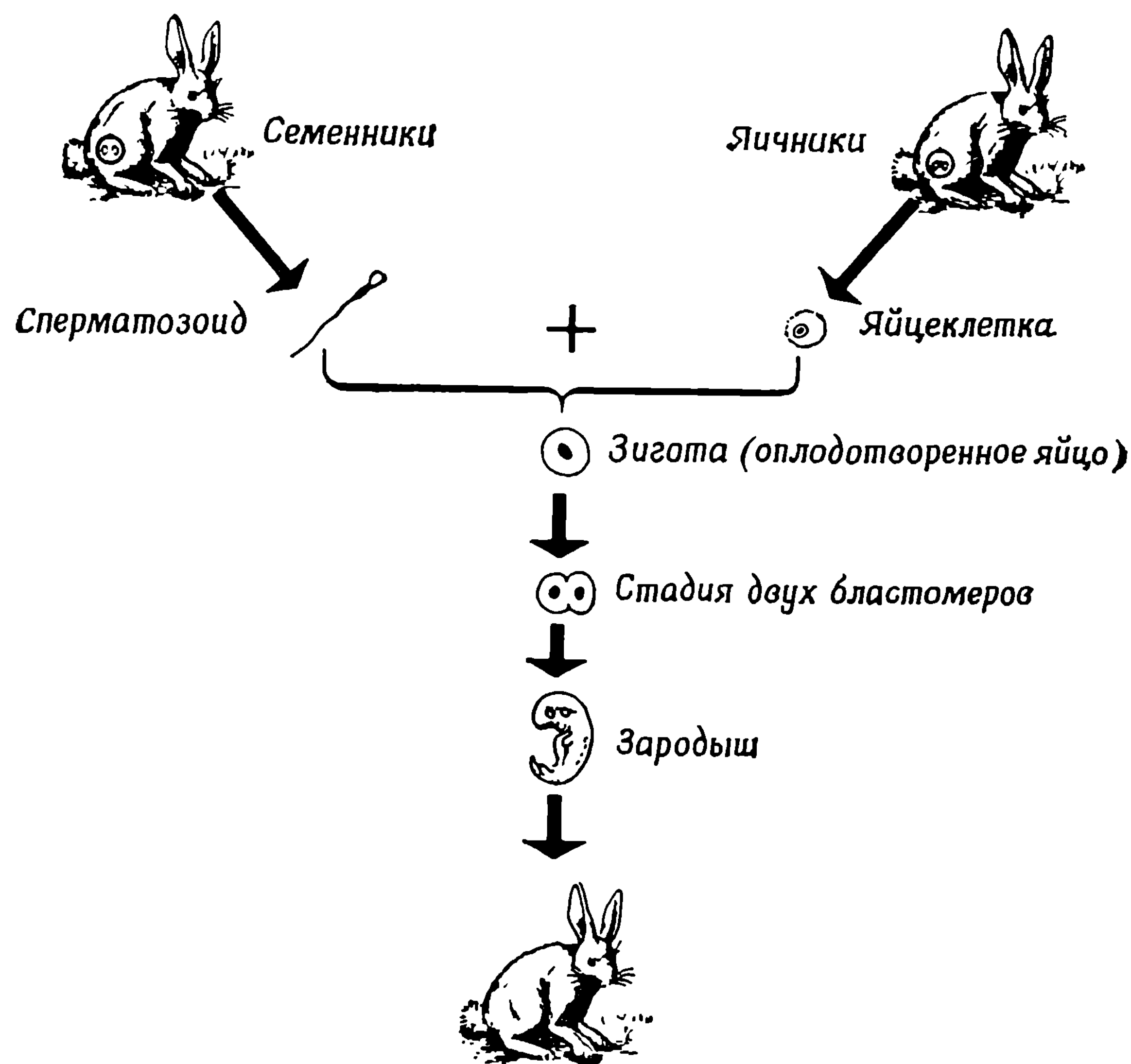


Рис. 6. Соединение яйца (с одним гаплоидным набором хромосом) и сперматозоида (содержащего другой гаплоидный набор) приводит к образованию зиготы (с диплоидным набором хромосом), из которой затем развивается новый организм.

мочки протоплазмы передают потомству признаки родителей, оставалось для ученых загадкой в течение еще нескольких десятков лет. Чарлз Дарвин предполагал, что каждая ткань или орган родителя выделяет своего рода модели, которые он назвал *пангенами*; эти пангены включаются в яйцо или сперматозоид и таким образом передаются потомкам, обеспечивая развитие у них копий того органа, из которого они сами произошли.

В 1887 году Август Вейсман сформулировал теорию *непрерывности зародышевой плазмы*. Он считал, что половые (зародышевые) клетки происходят из родительских половых клеток, а не из клеток тела (соматических клеток) данного индивидуума. По предположению Вейсмана, при первом же дроблении оплодотворенного яйца одна линия клеток — зародышевая плазма — дифференцируется от клеток будущего тела, или *соматоплазмы*; на зародышевую плазму не оказывают влияния ни соматоплазма, ни внешние воздействия. Еще в то время, когда не были известны ни хромосомы, ни гены, Вейсман понял, что наследственность связана с передачей от одного поколения к другому специфических молекулярных комплексов. Достаточно немного поразмыслить, чтобы усмотреть очевидное следствие этой теории: приобретенные признаки не наследуются. Потомству могут быть переданы только те изме-

нения, которые возникли в зародышевой плазме, но не в соматических клетках.

Среди беспозвоночных животных есть такие формы, у которых непрерывность зародышевой плазмы из поколения в поколение очевидна, так как уже на ранних этапах дробления яйца у них обособляется клетка, служащая предшественницей половых клеток. У большинства животных различие между зародышевой плазмой и соматической плазмой не столь очевидно и половые клетки образуются, по-видимому, из неспециализированных соматических клеток. По мере накопления знаний о хромосомах и генах становилось ясно, что генетическая непрерывность от поколения к поколению обусловлена не какими-то особыми свойствами линии зародышевых клеток, а хромосомами, имеющимися во всех клетках.

Обобщения, касающиеся механизма наследственности, принадлежат к наиболее точным и наиболее «количественным» биологическим теориям. Они позволяют предсказывать, какова вероятность того, что потомство двух данных родителей будет обладать тем или иным признаком. Эти обобщения носят название *законов Менделя* — по имени сформулировавшего их в 1865 году Грегора Менделя. Мендель вывел эти законы на основании своих тщательных опытов по скрещиванию разных сортов гороха. Важность законов Менделя была осознана лишь в 1900 году, когда они были независимо вновь открыты тремя разными исследователями — Корренсом, де Фризом и Чермаком.

Первый закон Менделя — *закон расщепления* — гласит, что единицы наследственности (т. е. гены) представлены у каждой особи парами; при образовании гамет (половых клеток) две единицы каждой пары расходятся, или расщепляются, и переходят в разные гаметы, так что каждая половая клетка содержит одну и только одну единицу каждого типа. Второй закон Менделя — *закон независимого распределения* — гласит, что расщепление каждой пары единиц при образовании гамет происходит независимо от расщепления других пар единиц, так что в половой клетке члены различных пар сочетаются случайным образом. Проницательность Менделя была поистине удивительной, так как он сделал эти обобщения в то время, когда детали строения хромосом, мейоза и оплодотворения еще не были известны. Позже, когда были открыты хромосомы и накопились генетические и цитологические данные, Сэттон (1902) и Морган (1911) сформулировали современную концепцию о линейном расположении единиц наследственности — генов — в хромосомах.

13. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

Начинающего биолога иногда смущает следующий вопрос: если гены кареглазости доминируют над генами голубоглазости, то почему эти последние, а вместе с ними и все голубоглазые люди до сих пор не исчезли? Это объясняется, во-первых, тем, что рецессивный ген, в данном случае ген голубоглазости, никак не изменяется в результате своего сосуществования в течение целого поколения в одной клетке с геном кареглазости. Во-вторых, при отсутствии отбора по цвету глаз (т. е. если голубоглазые люди имеют столько же шансов вступить в брак, сколько и кареглазые, и производят в среднем столько же детей) в последующих поколениях будет сохраняться такое же соотношение голубоглазых и кареглазых, какое имеется в данном поколении.

В общей форме можно сказать, что популяция любого вида животных или растений в условиях генетического равновесия (т. е. при отсутствии естественного отбора) имеет тенденцию из поколения в поколение сохранять постоянное соотношение особей, различающихся по данному признаку (рис. 7). Этот общий принцип независимо друг от друга установили математик Харди и врач Вейнберг в 1908 г. Они указали, что частоты возможных сочетаний пары генов (A и a) в популяции можно вычислить, пользуясь разложением бинома $(pA + qa)^2$, где p и q — частоты этих генов в данной популяции.

Если мы рассмотрим все возможные скрещивания между всеми особями в любом данном поколении, то окажется, что p яйцеклеток с геном A и q яйцеклеток с геном a оплодотворяются сперматозоидами с геном A и с геном a , находящимися в том же соотношении $p:q$. Это можно выразить формулой $(pA + qa) \times (pA + qa)$. Численные соотношения между потомками от всех этих скрещиваний описываются разложением этого квадрата суммы: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$.

Любая популяция, в которой распределение пары генов A и a соответствует соотношению $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$, находится в *генетическом равновесии*. Доли этих генов в последовательных поколениях будут оставаться постоянными, если их не изменит отбор, мутационный процесс или какая-либо случайность. Это правило, называемое *законом Харди — Вейнберга*, имеет большое значение для генетики, особенно для генетики человека, так как оно лежит в основе статистических методов, позволяющих определять тип наследования того или иного при-

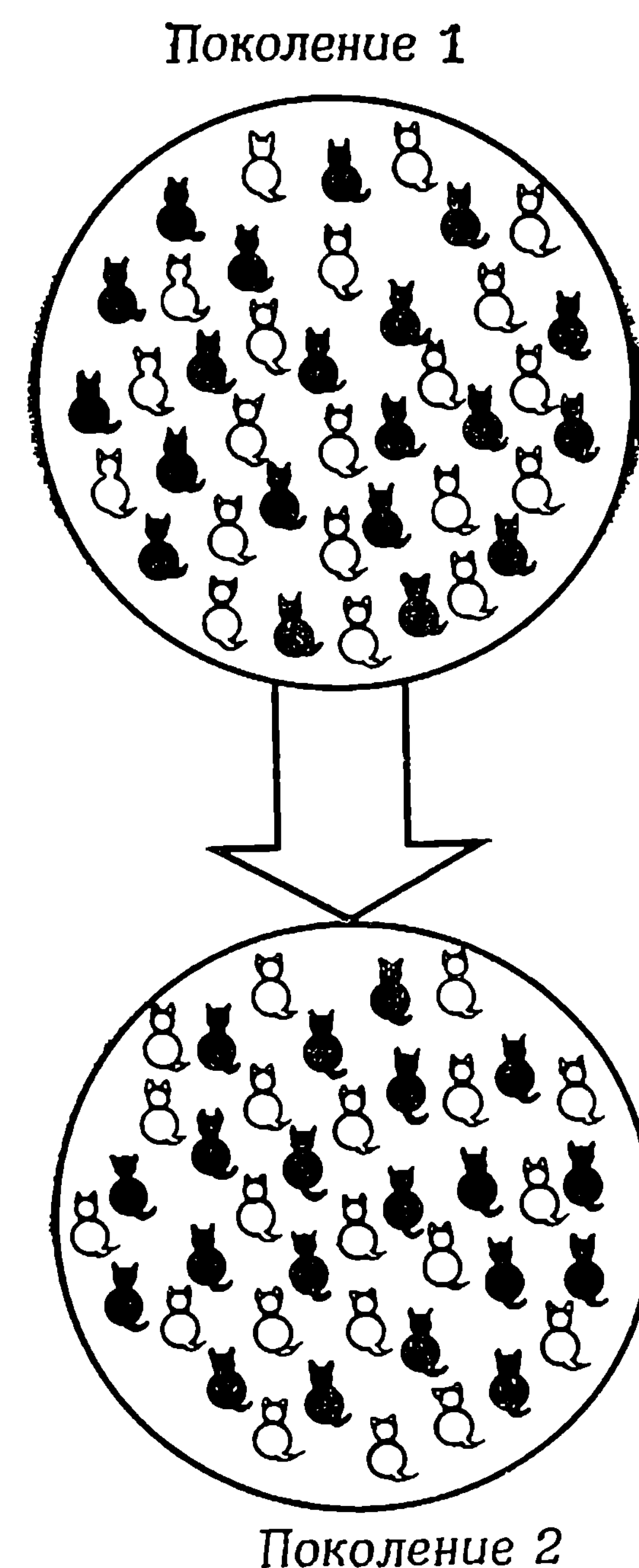


Рис. 7. Закон генетического равновесия Харди — Вейнберга.

Частоты генов A и a (т. е. их относительные доли в популяции) остаются постоянными из поколения в поколение, если они не изменятся под действием отбора, в результате мутации или случайности.

знака без контрольных и анализирующих скрещиваний.

Закон Харди — Вейнберга играет также важнейшую роль при математическом рассмотрении проблем эволюции. Эволюция путем естественного отбора, если описать ее простейшим образом, состоит в том, что особи с определенными генотипами, а следовательно, и признаками оставляют больше выживающих потомков, чем особи с иными генотипами, и вносят соответственно больший вклад в генофонд следующего поколения. Процесс эволюции мы рассматриваем теперь как постепенное изменение частот генов в популяции, происходящее в случае нарушения равновесия Харди — Вейнберга. Такое нарушение может быть вызвано либо мутационным процессом, либо неслучайным воспроизведением особей (т. е. отбором), либо тем, что популяция очень мала и поэтому сохранение или утрата определенных генов может зависеть от чистой случайности (так называемый *дрейф генов*). Этот процесс, называемый *дифференциальным воспроизведением*, означает, что условия равновесия Харди — Вейнберга в данной популяции не выполняются. Больше выживающих потомков оставляют обычно, хотя и не обязательно, те особи, которые лучше всего приспо-

соблены к данным условиям среды. Хорошо приспособленные особи могут быть более жизнеспособными, обладать преимуществами, облегчающими добывание пищи, легче находить партнеров для спаривания, лучше заботиться о потомстве, однако главное значение для эволюции имеет то, сколько их потомков выживет и примет участие в дальнейшем размножении.

14. ДНК — ГЛАВНЫЙ НОСИТЕЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

В начале пятидесятых годов Мирский и Вендрели показали, что все клетки различных тканей данного организма содержат одинаковое количество ДНК. Единственное исключение составляют гаметы: в яйцеклетках и сперматозоидах содержится (в расчете на одну клетку) вдвое меньше ДНК, чем во всех остальных клетках того же организма. Это с очевидностью указывало на важную роль ДНК в наследственности. Чаргафф произвел анализ относительного содержания пуринов и пиримидинов в ДНК из разнообразных источников. Оказалось, что, хотя состав ДНК разного происхождения может быть совершенно различным, в нем всегда обнаруживается одна закономерность: количество аденина всегда равно количеству тимина, а количество гуанина — количеству цитозина. Рентгеноструктурные исследования М. Уилкинса показали, что молекула ДНК, вероятно, представляет собой спираль — гигантскую закрученную нить. Основываясь на этих данных, Дж. Уотсон и Ф. Крик в 1953 году предложили модель структуры молекулы ДНК (рис. 8), которая объясняла известные свойства гена: его способность к точному самовоспроизведению, способность передавать информацию и способность мутировать.

Уотсон и Крик высказали предположение, что молекула ДНК — это огромная двойная спираль, скрученная из двух полинуклеотидных цепей; чередующиеся остатки сахара и фосфата, образующие остов этих цепей, располагаются снаружи, а пуриновые и пиримидиновые группы обращены внутрь спирали. Обе цепи скреплены между собой водородными связями, попарно соединяющими пурины с пиримидинами; возможны две такие пары: аденин — тимин и цитозин — гуанин. Таким образом, эти две цепи «комплементарны» друг другу, т. е. последовательность нуклеотидов в одной цепи однозначно определяет их последовательность в другой. Две комплементарные нити ДНК имеют противоположную полярность: они идут как бы во встречных направлениях, так что их концевые фосфатные группы находятся на

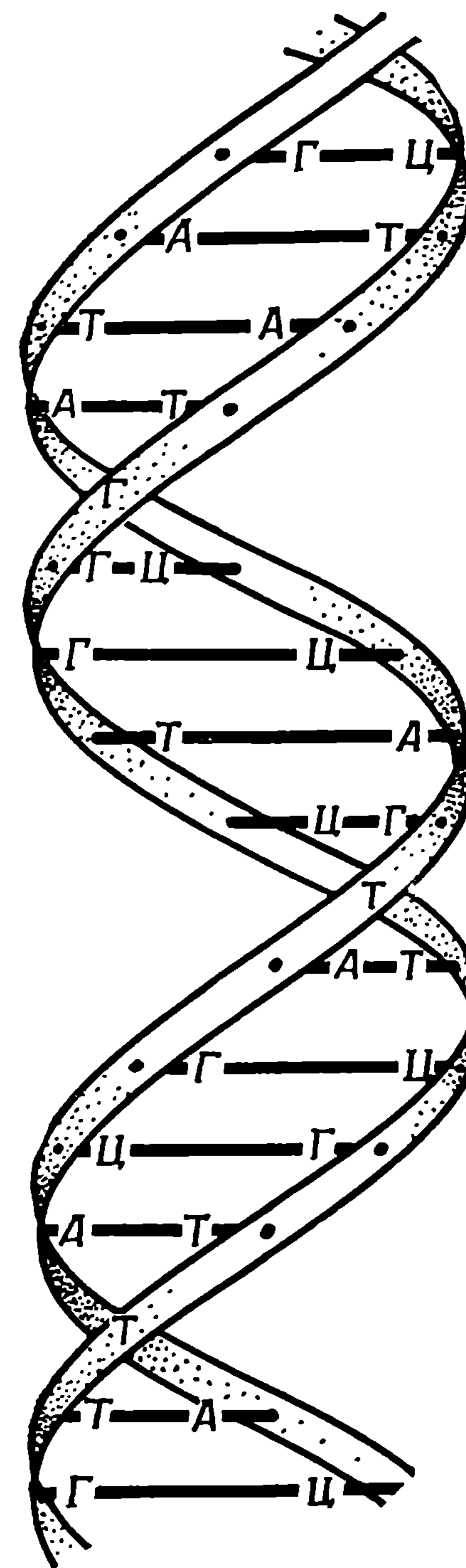
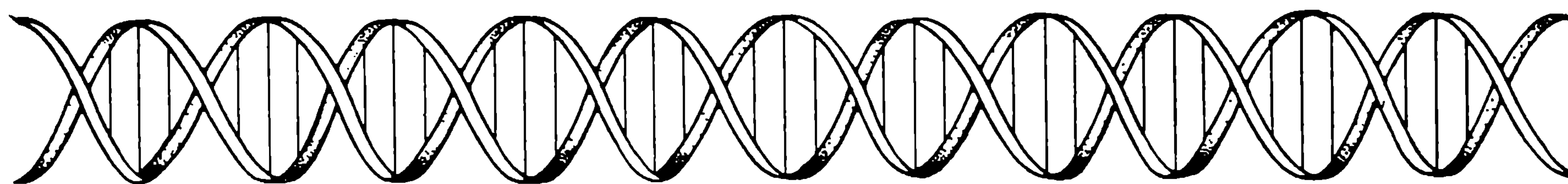


Рис. 8. Модель молекулы ДНК по Уотсону — Крику: двойная спираль, нити которой скреплены водородными связями между определенными пуринами и пиримидинами, образующими специфические пары.

противоположных концах двойной спирали. Когда Уотсон и Крик изготовили реальную модель такой молекулы с точным соблюдением масштаба, оказалось, что пары аденин — тимин и гуанин — цитозин хорошо укладываются в пространство между осевыми цепочками, другие же сочетания пурина с пиримидином «не подходят» к структуре двойной спирали. Модель Уотсона — Крика объясняет, каким образом могла бы происходить репликация (самовоспроизведение) молекулы ДНК: две цепи расходятся, каждая из них вызывает образование новой комплементарной к ней цепи и в результате получаются две двойные спирали.

15. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД И СИНТЕЗ БЕЛКА

Из модели структуры ДНК, предложенной Уотсоном и Криком, вытекало, что генетическая информация передается через последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, однако конкретный механизм этого процесса оставался неясным. Так как в ДНК имеются нуклеотиды всего лишь четырех типов — А, Т, Ц и



Двойная спираль ДНК

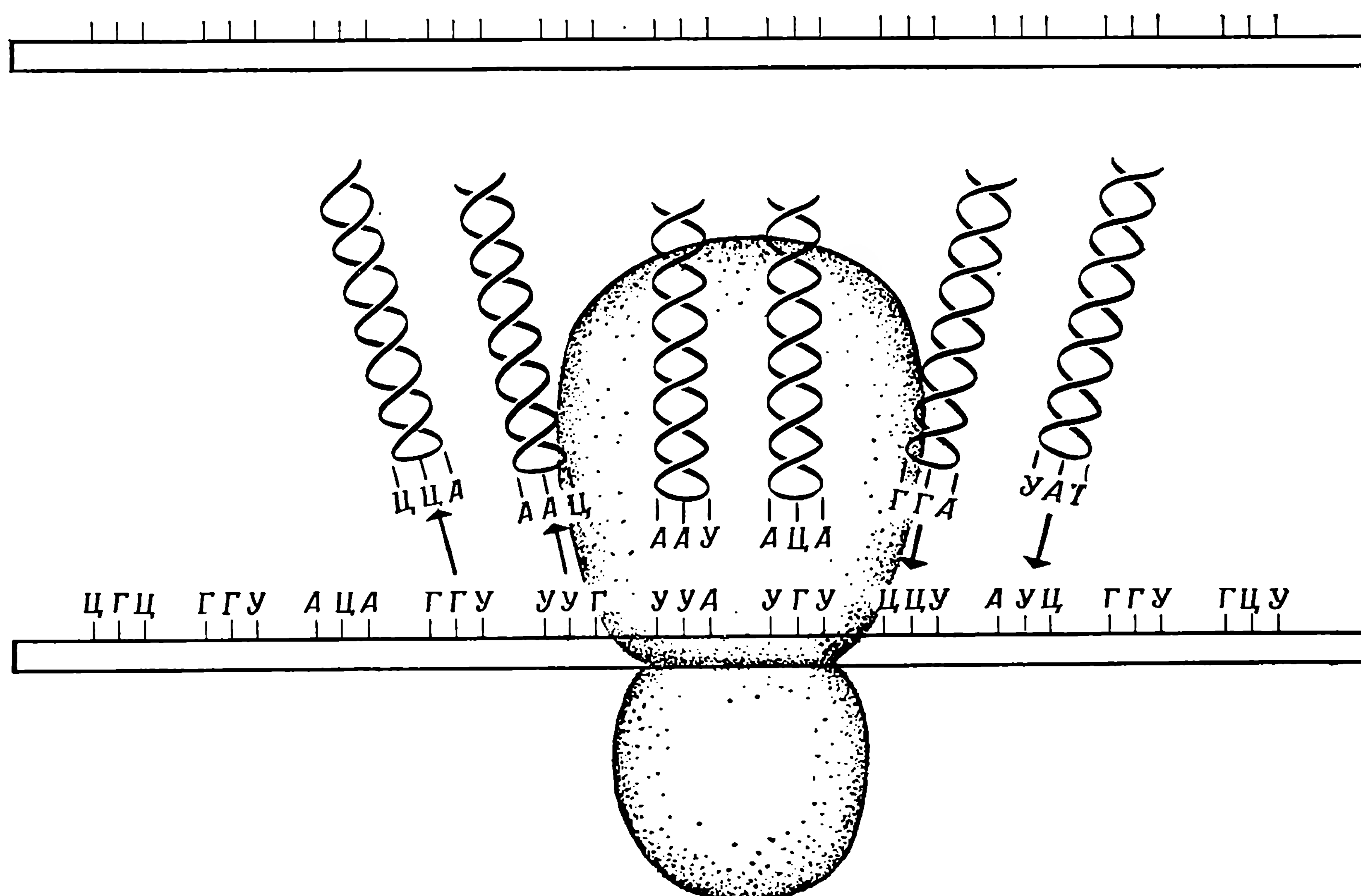


Рис. 9. Схема синтеза специфической пептидной цепи с определенной последовательностью аминокислот.

Информационная РНК перенесла информацию (записанную при помощи триплетного кода) с ДНК на рибосому, где происходит присоединение аминокислот в порядке, определяемом кодами РНК.

Г¹, а в белках встречается более 20 различных аминокислот, было очевидно, что система кодирования не может быть построена по принципу «один нуклеотид — одна аминокислота». Двадцать аминокислот нельзя закодировать и парными сочетаниями нуклеотидов, так как число возможных комбинаций из четырех по два составляет всего 16. Однако *триплетный код*, в котором каждой аминокислоте соответствуют три нуклеотида, позволяет получить уже 64 различные комбинации из четырех нуклеотидов по три. Математические и биологические соображения в пользу триплетного кода были выдвинуты в 1961 году Криком. Позже результаты огромного количества исследований подтвердили его тезис о том, что генетический код является триплетным кодом, в котором каждая аминокислота определяется тремя смежными нуклеотидами, образующими так называемый *кодон* (рис. 9). Соседние кодоны не перекрываются, т. е. каждый нуклеотид входит только в один кодон.

Эти исследования позволили сделать еще одно обобщение: генетический код, по-видимо-

му, универсален — кодоны ДНК и РНК соответствуют одним и тем же аминокислотам у всех изученных организмов, от вирусов до человека. Гипотеза Крика о триплетном коде вскоре была подтверждена Ниренбергом и Маттеи, изучавшими включение в белок определенных меченых аминокислот в опытах с очищенными ферментными системами и искусственно синтезированными полинуклеотидами известного состава. Итак, генетический код состоит из трехбуквенных «слов», или кодонов, т. е. каждая аминокислота определяется сочетанием трех нуклеотидов. В свою очередь последовательность кодонов в молекуле ДНК определяет последовательность аминокислот в соответствующей полипептидной цепи.

В каждом поколении клеток ген, т. е. цепь ДНК, удваивается, так что при делении каждая из дочерних клеток получает точную копию генетического кода. Кроме того, в каждом поколении клеток код может однократно или многократно использоваться для синтеза определенного фермента или иного белка. Этот процесс *транскрипции* состоит из двух этапов. На первом этапе четырехбуквенный код нуклеотидов ДНК транскрибируется в аналогичный четырехбуквенный код, создаваемый линейной последователь-

¹ Сокращенные обозначения азотистых оснований (аденина, тимина, гуанина и цитозина), входящих в состав соответствующих нуклеотидов. — Прим. ред.

ностью из четырех различных рибонуклеотидов — А, У¹, Ц и Г. РНК, содержащая копию генетического кода, так называемая *информационная РНК*, переносится к *рибосомам* — субмикроскопическим внутриклеточным частицам, на которых происходит «сборка» белков из аминокислот. Прежде чем включаться в белок, аминокислоты активируются и присоединяются к особому виду РНК — *транспортной РНК*, содержащей группу из трех нуклеотидов (так называемый *антикодон*), которая связывает комплекс, состоящий из аминокислоты и транспортной РНК, с соответствующим кодоном информационной РНК.

Специфичность любого белка, его физические и ферментативные свойства зависят от линейной последовательности аминокислот, образующих его молекулу. Существует около 20 разных видов аминокислот, а каждая белковая молекула состоит из нескольких сотен или даже еще большего числа аминокислотных остатков. В каждом белке содержатся все или почти все виды аминокислот. Передача генетической информации с ДНК на информационную РНК и связывание транспортных РНК с информационной зависит от «притяжения» между комплементарными пуринами и пиримидинами, которое обусловлено образованием специфических, но довольно слабых *водородных связей*. Таким образом, биосинтез любого специфического белка происходит на соответствующей матрице и требует образования водородных связей между комплементарными пурин- и пиримидиннуклеотидами. Мы можем резюмировать все это в виде следующей схемы: *ДНК* (ген, содержащий четырехбуквенный код; находится в хромосоме, т. е. в ядре клетки) → *информационная РНК* (с четырехбуквенным кодом; образуется в ядре путем транскрипции генного кода) → *специфический белок* (фермент или иной белок, специфичность которого определяется последовательностью аминокислот в его пептидной цепи; эта цепь образует 20-буквенный код и синтезируется из активированных аминокислот на рибосомах).

16. ПРОЦЕССЫ МЕТАБОЛИЗМА ПРОИСХОДЯТ С УЧАСТИЕМ ФЕРМЕНТОВ

Одно из характерных свойств всех живых организмов состоит в их способности к обмену веществ (метаболизму) и к осуществлению множества разнообразных химических реакций. Основа наших современных обобщений относи-

тельно обмена веществ была заложена еще в 1780 году, когда Лавуазье и Лаплас вопреки распространенной в то время ошибочной теории «флогистона» пришли к выводу, что дыхание есть особая форма горения. К этому выводу их привели простые опыты, в которых сравнивалось потребление кислорода и образование двуокиси углерода животным и горящей свечой, помещенными в стеклянные сосуды (рис. 10).

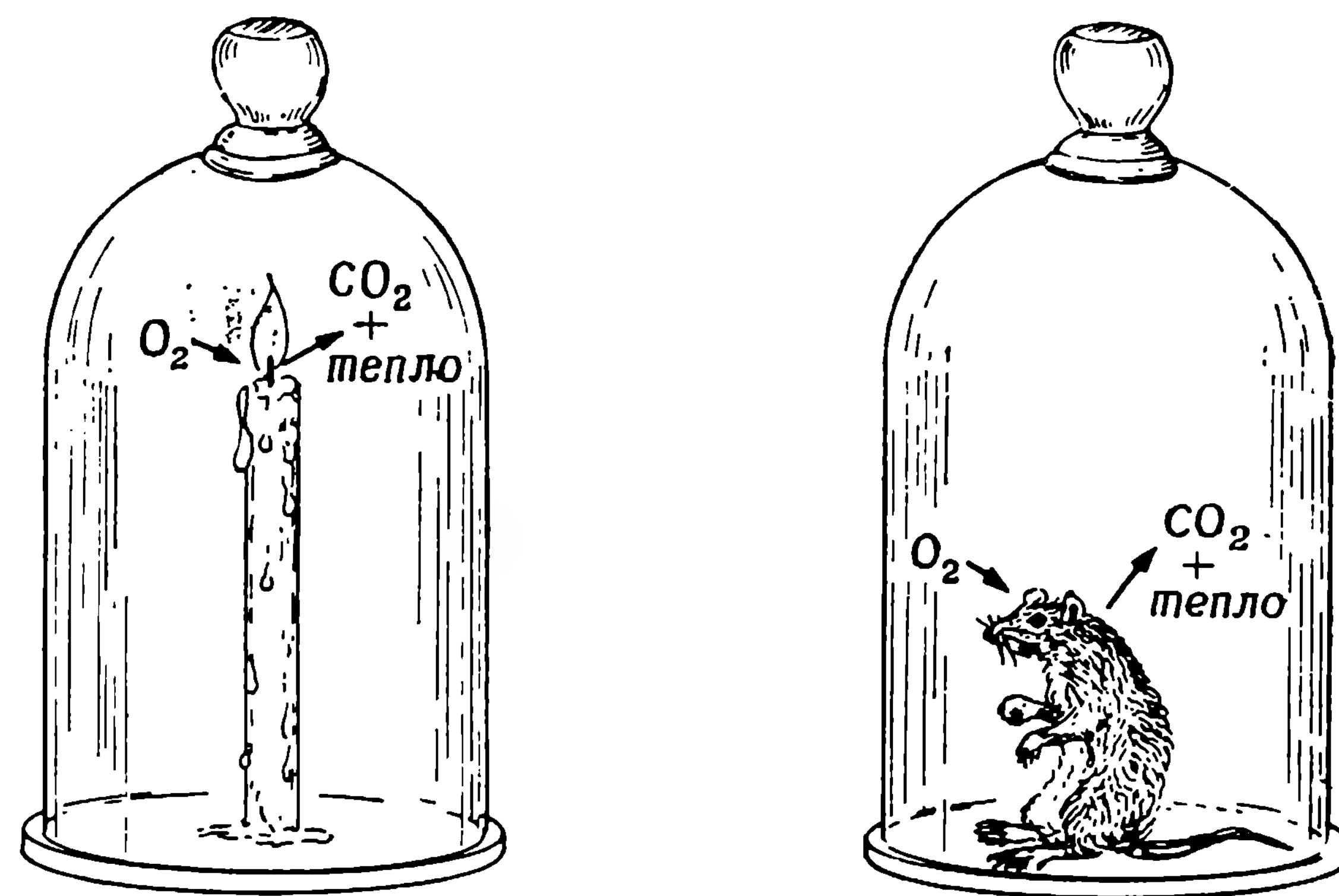


Рис. 10. Потребление кислорода и выделение углекислоты горящей свечой (горение) и животным (дыхание).

Представление о том, что обмен веществ у всех живых организмов осуществляется при помощи *ферментов*, или *энзимов* — специфических органических катализаторов, синтезируемых живыми клетками, — выкристаллизовывалось постепенно, начиная с 1815 года, когда Кирхгоф получил из пшеницы экстракт, способный превращать крахмал в сахар. Длительный спор Либиха и Пастера о том, можно ли считать живыми сами ферменты, разрешился в пользу Либиха в 1897 году, когда Эдуард Бухнер приготовил из дрожжей бесклеточный экстракт, превращающий сахар в спирт. В результате интенсивных энзимологических исследований удалось выделить многие ферменты, доказать, что все они представляют собой макромолекулярные белковые вещества и что каждый фермент специфически регулирует определенную химическую реакцию благодаря специфической конфигурации своей молекулы. Вещество, с которым происходит химическая реакция (*субстрат*), соединяется с ферментом, образуя с ним специфический комплекс. Таким образом, ферменты регулируют скорость и специфичность практически всех химических реакций, протекающих в живых организмах.

Обменные реакции самых различных организмов — животных, зеленых растений, бак-

¹ Урацил — одно из оснований РНК, соответствующее тимину ДНК. — Прим. ред.

терий и плесневых грибов — оказались паразитально сходными во многих отношениях. Для поддержания и продолжения жизни необходима энергия, а первоисточником всякой энергии, используемой живыми организмами, служит солнечный свет.

Энергия, связанная зелеными растениями в процессе фотосинтеза, в результате дальнейших процессов метаболизма становится доступной для использования ее этими растениями. Часть этой энергии в конечном итоге используется растительноядными животными или животными, поедающими растительноядных животных.

Метаболические процессы регулируются таким образом, чтобы внутренняя среда клеток оставалась как можно более постоянной. Эту тенденцию к постоянству называют *гомеостазом*.

Изменения внешних условий могут вызвать сходные сдвиги во внутренней среде клетки. А при очень резких изменениях внутренней среды может наступить гибель клетки. Живые организмы обладают множеством тонких и сложных приспособлений, противодействующих таким изменениям и стремящихся поддержать постоянство внутренней среды. Многие из этих приспособлений основаны на принципе *отрицательной обратной связи*: избыточное накопление продукта какой-либо реакции ведет к замедлению процесса его образования, а недостаток этого продукта — к ускорению того же процесса. В результате эволюции у высших организмов выработалась более совершенная регуляция гомеостаза по сравнению с низшими формами.

17. БИОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ НАХОДЯТСЯ ПОД КОНТРОЛЕМ ГЕНОВ

Одним из важных биологических обобщений явилась выдвинутая в 1941 году Дж. Бидлом и Э. Татумом гипотеза «один ген — один фермент — одна реакция». Согласно этой получившей широкое признание теории, каждая биохимическая реакция в процессе развития и жизнедеятельности определенного организма контролируется особым ферментом, а этот фермент в свою очередь контролируется единичным геном. Изменение (*мутация*) гена приводит к изменению или нехватке фермента, к соответствующему изменению характера или скорости метаболической реакции и к определенному изменению в развитии организма. Таким образом, эта теория служит основой для понимания связи между геном и определенным признаком, который он контролирует.

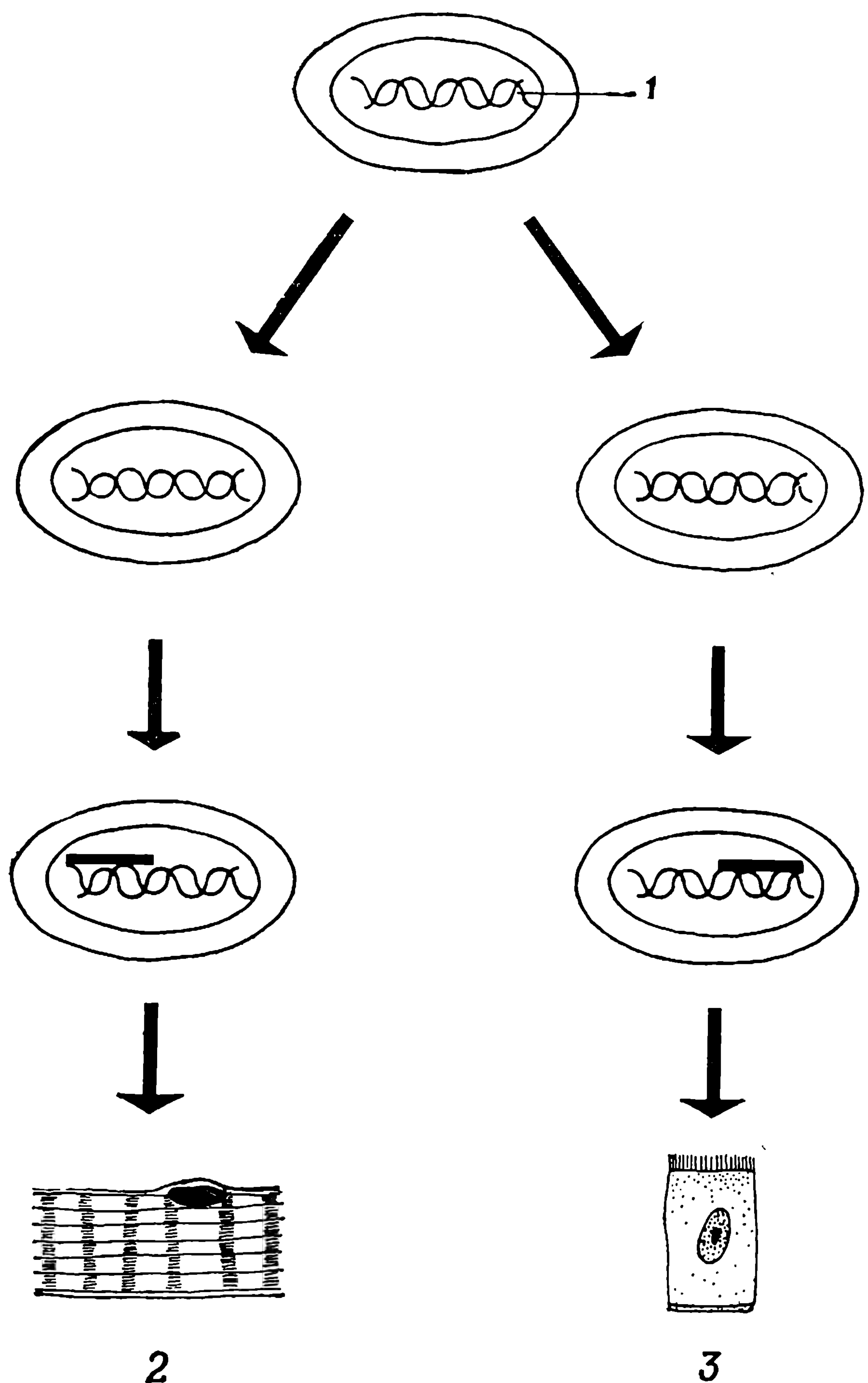


Рис. 11. Предполагаемый механизм дифференцировки клеток.

Различия между мышечной (2) и эпителиальной (3) клетками, по-видимому, определяются различиями в активности одного и того же набора генов. Возможно, что одни гены связаны с белком и поэтому неактивны, тогда как другие свободны и могут транскрибироваться, в результате чего образуются белки, характерные для клеток данного типа.
1 — генная ДНК.

18. КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ОБУСЛОВЛЕНА РАЗЛИЧНОЙ АКТИВНОСТЬЮ ОДНОГО И ТОГО ЖЕ НАБОРА ГЕНОВ В РАЗНЫХ КЛЕТКАХ

Митоз обеспечивает совершенно равное распределение генов между всеми клетками организма. Однако между разными тканями многоклеточного организма существуют количественные и даже качественные различия в наборе ферментов и других белков. Следовательно, различия в белковом составе разных тканей обусловлены, по всей вероятности, неодинаковой активностью одного и того же набора генов в разных клетках (рис. 11). Включение или выключение синтеза определенного белка

могло бы осуществляться с помощью какого-то процесса, регулирующего либо синтез информационной РНК на ДНК-матрице, либо соединение информационной РНК с рибосомой, или же путем какого-то видоизменения конечного белкового продукта. Период полураспада разных информационных РНК варьирует от нескольких минут (у некоторых микроорганизмов) до 12—16 ч (у человека и других млекопитающих). Каждая молекула информационной РНК может быть, вероятно, использована для синтеза большого числа молекул соответствующего белка, но в конце концов она распадается и должна быть заменена новой молекулой-матрицей. При этом разрушенные молекулы информационной РНК могут заменяться молекулами иных типов, и это позволяет клетке изменять набор синтезируемых ею белков. Благодаря этому клетка может реагировать на внешние стимулы образованием новых видов ферментов и других белков. Было высказано предположение, что ДНК генов, не подвергающихся в данный момент транскрипции, неактивна потому, что она связана с каким-то белком, который делает ее недоступной для транскрибирующей системы. Процесс клеточной дифференцировки пока еще не понят и составляет одну из важнейших неразрешенных проблем современной биологии.

19. ВИТАМИНЫ — ПРЕДШЕСТВЕННИКИ КОФЕРМЕНТОВ

Для нормального питания, кроме солей, белков, жиров и углеводов, нужны еще особые вещества, которые Ф. Гопкинс назвал *добавочными пищевыми факторами*, а Функ в 1911 году — *витаминами*. Это открытие послужило стимулом для изучения роли этих веществ в метаболизме, для исследования вопроса о том, почему они необходимы одним организмам и не нужны другим. Сейчас твердо установлено, что эти факторы необходимы для нормального обмена веществ *всем* организмам — бактериям, зеленым растениям и животным. Многие организмы, однако, способны синтезировать все витамины, в которых они нуждаются, а те организмы, которые не способны к синтезу витаминов, должны получать их с пищей.

Специфическая роль многих витаминов в обмене теперь общеизвестна. Во всех изученных случаях оказалось, что они становятся частью более крупной молекулы, функционирующей в качестве *кофермента* («партнера» фермента и субстрата) и абсолютно необходимой для протекания определенных реакций. Заболевания, вызываемые недостатком витаминов, — это

последствия нарушений обмена, связанных с нехваткой того или иного кофермента.

20. ГОРМОНЫ РЕГУЛИРУЮТ ФУНКЦИИ КЛЕТОК

Термин *гормон* ввел в 1905 году физиолог Э. Старлинг для обозначения «любого вещества, в нормальных условиях образующегося в клетках какой-либо части организма и переносимого кровью к другим удаленным частям организма, на которые оно влияет с пользой для организма как целого». Возникновение науки *эндокринологии* можно отнести к 1849 году, когда Бертольд на основании опытов с пересадкой семенников у птиц высказал предположение, что эти мужские половые железы секретируют какое-то переносимое с кровью вещество, необходимое для развития вторичных половых признаков самца. Вещество это — *тестостерон* — было выделено и синтезировано в 1935 году.

Быстрое накопление знаний о различных гормонах, образующихся у позвоночных и беспозвоночных животных и у растений, позволило обобщить представление о гормонах как об особых химических веществах, синтезируемых в каком-либо ограниченном участке организма и диффундирующих или переносимых в другой участок, где они действуют в очень низких концентрациях, регулируя и координируя активность клеток. Таким образом, гормоны обеспечивают химическую регуляцию и координацию, которая дополняет координацию, осуществляемую нервной системой.

21. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЗМАМИ И ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

Последнее крупное обобщение, которое мы рассмотрим, представляет собой одну из основных концепций современной биологии и относится к области экологии. Из детальных исследований сообществ растений и животных в той или иной местности было выведено общее положение, что все живые организмы, населяющие определенную область, находятся в тесных взаимоотношениях друг с другом и с окружающей средой. Это обобщение подразумевает, что различные формы растений и животных не распределены по Земле случайным образом, а образуют (при участии некоторых неживых компонентов) взаимозависимые *сообщества* организмов, продуцирующих, потребляющих или разлагающих органическое вещество. Эти сообщества можно распознать и охарактеризовать по некоторым доминирующим членам группы, обычно растениям, которые дают пищу и убе-

жище многим другим формам. Почему определенные растения или животные образуют данное сообщество? Как они взаимодействуют между собой и как человек может управлять ими с выгодой для себя? Таковы основные проблемы экологических исследований.

Приведенный здесь перечень биологических законов не является исчерпывающим. Мы главным образом стремились подчеркнуть, что в своей основе биологическая наука едина, хотя взаимоотношения и взаимозависимости между живыми организмами очень многообразны. Все

эти обобщения были выведены из тщательных наблюдений и экспериментов. Все они неоднократно подвергались проверке, и многие из них пришлось пересмотреть, когда появились новые сведения в результате открытий, сделанных при помощи новых методов, например электронной микроскопии, метода радиоактивных индикаторов и многих других физических и химических методов, применяемых в биологических исследованиях. Возможно, что будущие исследования приведут к дальнейшему пересмотру некоторых из этих принципов.

БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ

ГЛАВА III

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

22. ЖИВАЯ КЛЕТКА

Поскольку биологию обычно определяют как «науку о живых организмах», мы должны прежде всего уметь дифференцировать «живое» и «неживое». Мы называем *организмом* любой живой объект, будь то растение, животное или бактерия. Сравнительно легко видеть, что человек, дуб, розовый куст, лев или дождевой червь — живые, а скалы и камни — неживые. Но считать ли живыми такие образования, как вирусы, — это уже зависит от того, как мы определим понятие «жизнь».

Почти все организмы построены из обособленных единиц, называемых *клетками*. Каждая клетка представляет собой самостоятельную функциональную единицу, а протекающие в организме процессы слагаются из совокупности координированных функций его клеток. Клетки могут быть весьма различны по своим размерам, форме и функции. У некоторых мельчайших организмов все тело состоит из одной клетки. Другие организмы, например человек или дуб, построены из многих миллиардов клеток, пригнанных друг к другу.

В 1839 году чешский физиолог Пуркинье ввел для обозначения живого содержимого клетки термин *протоплазма*. Когда исследователи

лучше изучили структуру и функции клеток, стало ясно, что живое содержимое клетки представляет собой невероятно сложную систему разнородных компонентов (рис. 12). Термин «протоплазма» не имеет четкого физического или химического значения, но им до сих пор можно пользоваться для обозначения всех организованных компонентов клетки.

Чтобы получить представление о том, как выглядит протоплазма, мы можем исследовать какой-нибудь просто устроенный организм, вроде амебы или миксомицета (слизистого гриба), у которого этот живой материал ничем не прикрыт и поэтому хорошо виден под микроскопом. Протоплазма подобного организма полупрозрачна, причем она либо бесцветна, либо имеет слегка желтоватую, красноватую или зеленоватую окраску. Она обладает вязкой консистенцией густого сиропа и показалась бы слизистой на ощупь. При помощи обычного микроскопа в ней можно иногда различить зернышки или волоконца из более плотного материала, капельки жировых веществ или наполненные жидкостью пузырьки (вакуоли); все это взвешено в прозрачном однородном полужидком «основном веществе». Однако в том материале, который при исследовании в обычном микроскопе казался более или менее гомоген-

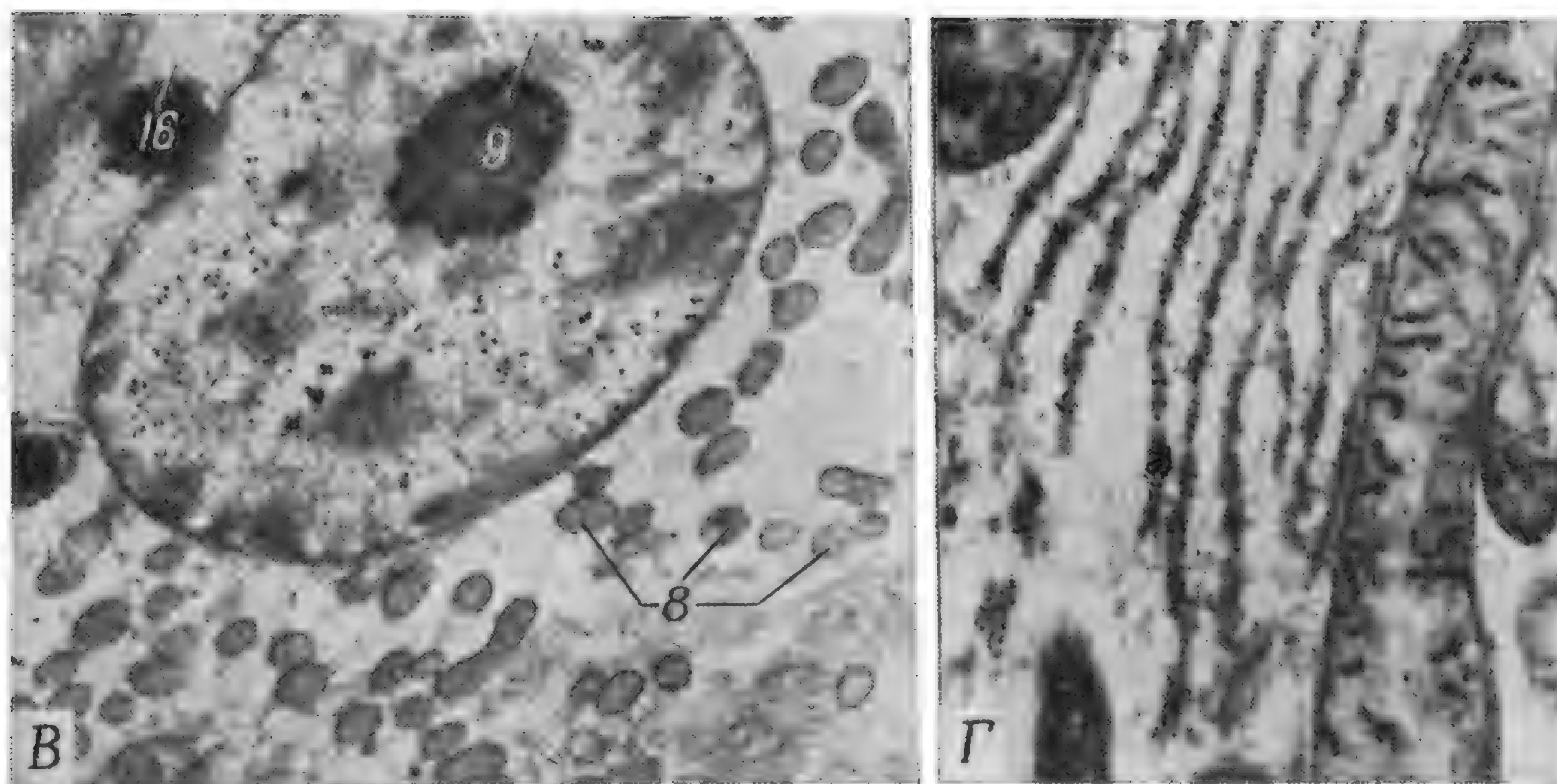
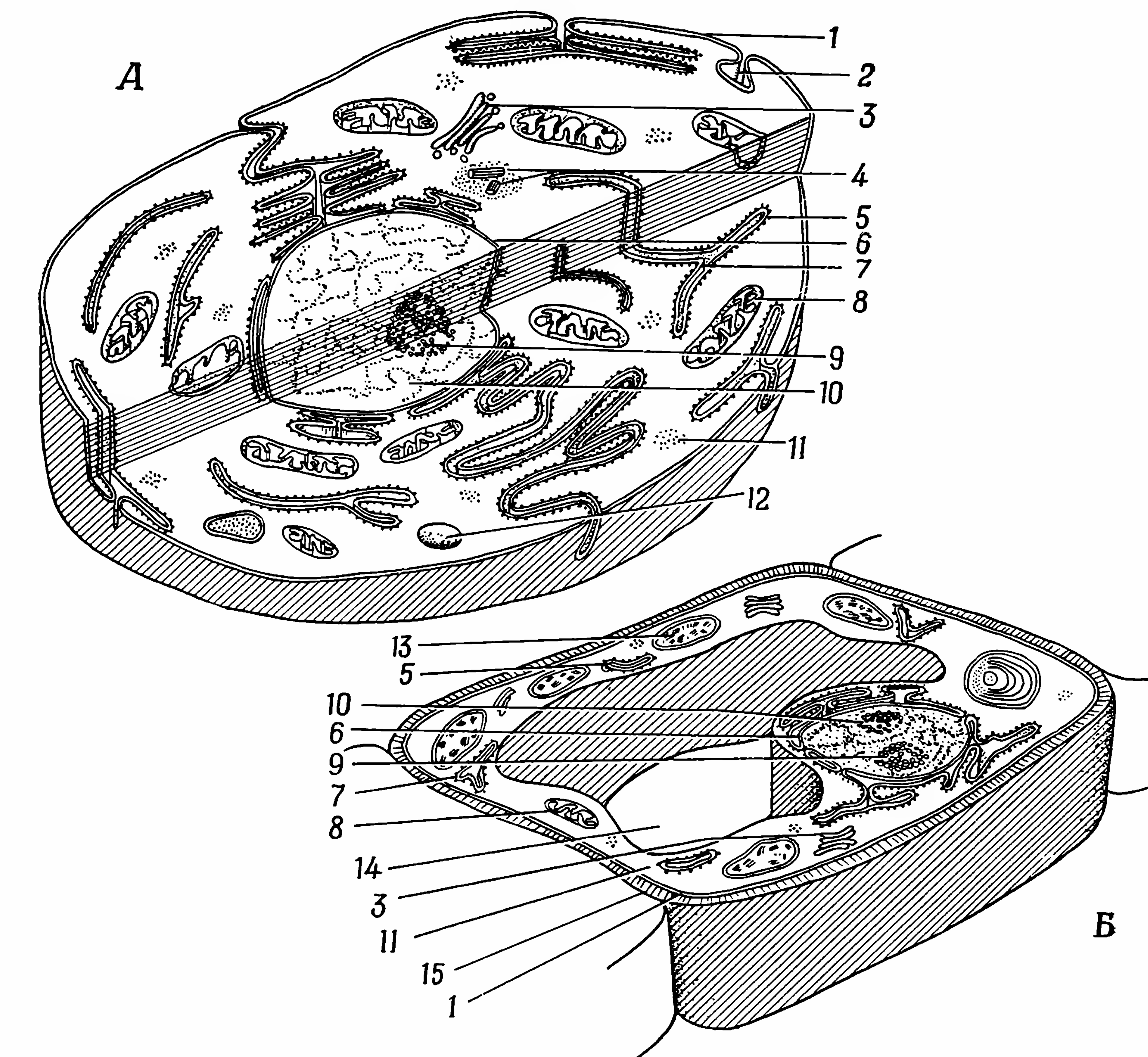


Рис. 12. Строение клетки.

А. Схема типичной животной клетки. Б. Схема типичной растительной клетки. В. Электронная микрофотография ядра и окружающей его цитоплазмы в клетке печени лягушки ($\times 16\,500$). Г. Электронная микрофотография митохондрий и микросом в клетке печени крысы ($\times 65\,000$); на микросомах видны зернышки нуклеопротеида, а в верхнем левом углу и справа в митохондриях можно видеть структуры с двойными мембранами.

1 — клеточная мембрана; 2 — пиноцитозный пузырек; 3 — тельце Гольджи; 4 — центриоли; 5 — рибосома; 6 — ядерная мембрана; 7 — эндоплазматическая сеть; 8 — митохондрии; 9 — ядрышко; 10 — ядро; 11 — цитоплазма; 12 — лизосома; 13 — хлоропласт; 14 — вакуоль; 15 — клеточная стенка; 16 — липидное включение.

ным, электронный микроскоп открывает удивительно сложные структуры (рис. 12, В и Г). Как показал рентгеноструктурный анализ, клеточные мембраны и разнообразные внутриклеточные образования обладают еще более тонкой структурой, определяемой, по-видимому, структурой больших молекул, из которых они состоят.

23. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТКИ

Каждая клетка содержит *ядро* и окружена *плазматической мембраной*. Эритроциты млекопитающих и клетки ситовидных трубок флоэмы в процессе своего созревания теряют ядро, а в поперечнополосатых мышцах и у многих грибов и водорослей на каждую клетку приходится по нескольку ядер. У простейших растений и животных весь живой материал заключен в одну плазматическую мембрану. Такие организмы можно считать одноклеточными или бесклеточными (т. е. имеющими тело, не разделенное на клетки). Однако их единственная клетка может быть высокоспециализирована как морфологически, так и функционально и может иметь очень большие размеры — крупнее, чем все тело некоторых многоклеточных организмов (рис. 13). Поэтому неверно было бы думать, что одноклеточный организм непременно должен быть мельче и проще многоклеточного.

У разных растений и животных и в различных органах одного и того же растения или животного клетки поразительно разнообразны по своим размерам, форме, окраске и внутреннему строению. Однако все они имеют ряд общих особенностей: каждая клетка окружена плазматической мембраной, имеет ядро и содержит различного рода *внутриклеточные органеллы*. К последним относятся митохондрии, шероховатая (гранулярная) и гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и центриоли.

Все организмы и составляющие их клетки имеют более или менее определенные размеры и форму. В них происходят метаболические реакции. Они обладают раздражимостью, способны к движению, росту, размножению и приспособлению к изменениям внешней среды. Хотя этот перечень свойств кажется вполне четким и определенным, граница между живым и неживым довольно условна. Вирусам, например, свойственны лишь некоторые, но не все черты, характерные для живых организмов. Если мы поймем, что мы не в состоянии обоснованно ответить на вопрос, *являются ли вирусы живыми*, а можем лишь решать, *следует ли называть*

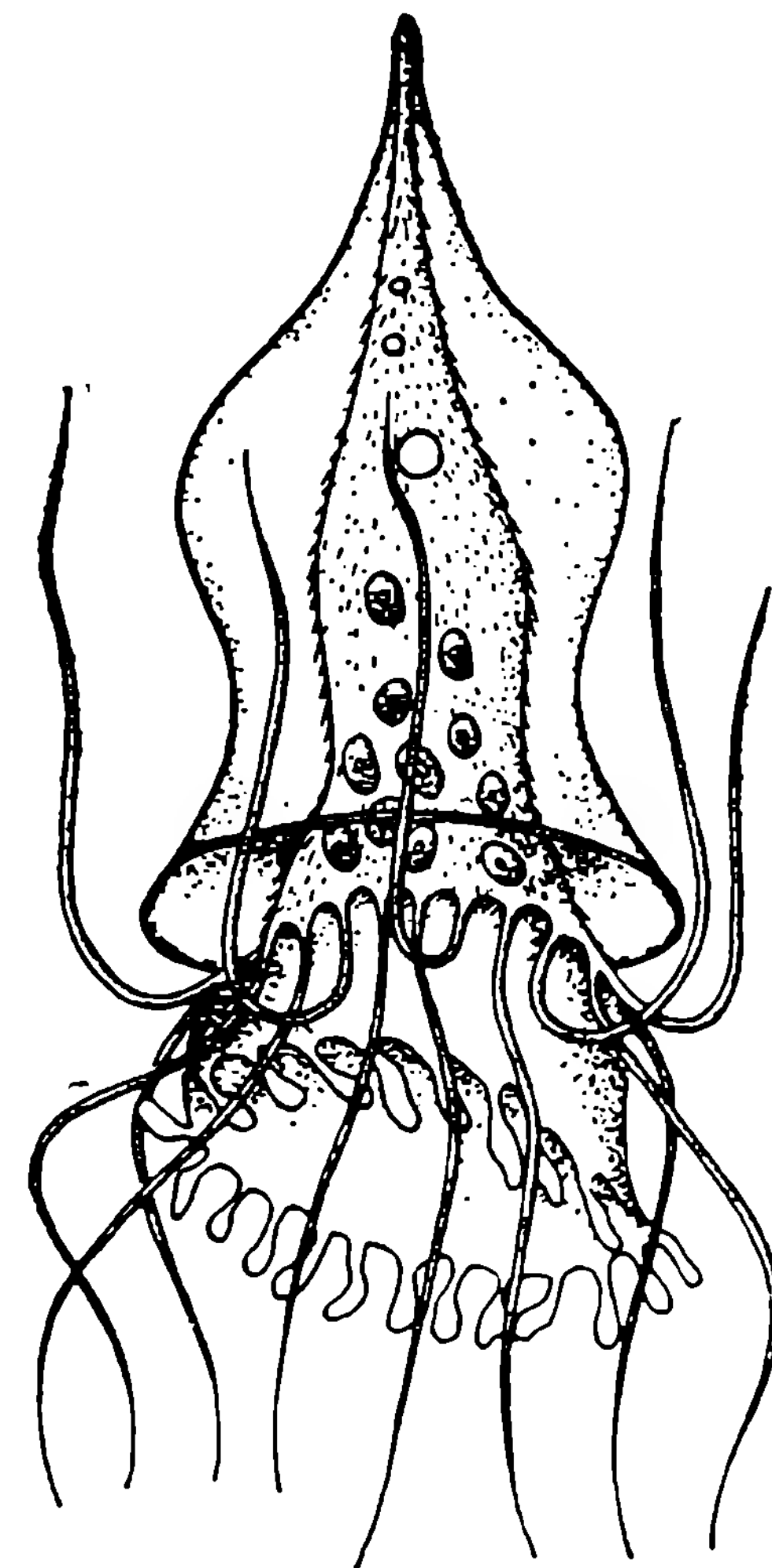


Рис. 13. *Codonella companella* — одноклеточное животное, высокоспециализированное в отношении формы и функции.

их живыми, то проблема эта предстанет перед нами в правильном ракурсе. Неживые объекты могут обладать одним или несколькими из перечисленных выше свойств, но не всеми одновременно. Кристаллы в насыщенном растворе могут «расти», кусочек металлического натрия начинает быстро «бегать» по поверхности воды, а капля масла, плавающая в смеси глицерина и спирта, выпускает псевдоподии и передвигается наподобие амебы.

Тот или иной род живых организмов всегда можно распознать по характерным для него форме и внешнему виду; взрослые особи каждого рода организмов, как правило, имеют определенные размеры. В отличие от этого размеры и форма неживых объектов гораздо менее постоянны. Живые организмы не гомогенны, а состоят из различных частей, выполняющих те или иные специальные функции; таким образом, они характеризуются специфической сложной организацией. Структурной и функциональной единицей как у растений, так и у животных служит *клетка*, которая в свою очередь тоже имеет специфическую организацию; каждый вид клеток обладает характерными размерами и формой, по которым его можно распознать.

Совокупность осуществляемых клеткой биохимических процессов, обеспечивающих ее рост, поддержание и восстановление, называется *обменом веществ*, или *метаболизмом*. Протоплазма каждой клетки непрерывно изменяется: она поглощает новые вещества, подвергает их разнообразным химическим изменениям, строит новую протоплазму и превращает в кинетиче-

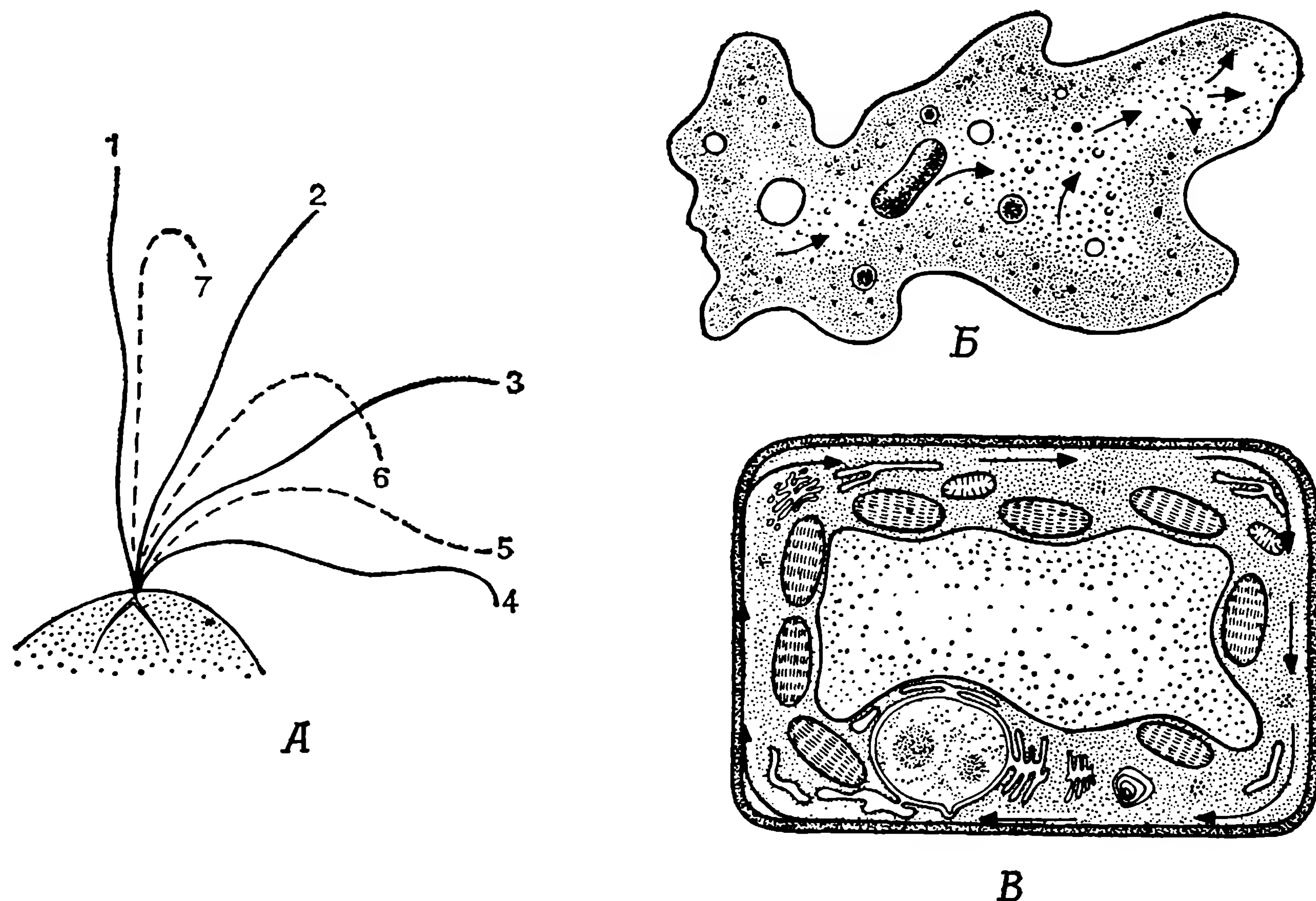


Рис. 14. Схема, иллюстрирующая различные типы клеточных движений.

А. Движение жгутика. Б. Амебоидное движение. В. Циклоз.

скую энергию и тепло потенциальную энергию, заключенную в молекулах белков, жиров и углеводов, по мере того как эти вещества превращаются в другие, более простые соединения. Это постоянное расходование энергии представляет собой одну из характерных особенностей живых организмов, свойственных им одним. Некоторые типы клеток, например бактериальные клетки, отличаются высокой интенсивностью обмена. Другие клетки, например семена и споры, имеют столь низкий уровень обмена, что его с трудом удастся обнаружить даже с помощью самых чувствительных приборов. Даже в пределах одного вида организмов или у одной особи интенсивность обмена может меняться в зависимости от таких факторов, как возраст, пол, общее состояние организма, активность эндокринных желез, беременность.

Процессы обмена веществ принято разделять на анаболические и катаболические. *Анаболизмом* называют те химические процессы, при которых более простые вещества соединяются между собой с образованием более сложных веществ, что приводит к накоплению энергии, построению новой протоплазмы и росту. *Катаболизмом* же называют расщепление этих сложных веществ, приводящее к освобождению энергии; при этом происходит разрушение протоплазмы и расходование составляющих ее веществ. Процессы того и другого типа протекают непрерывно, и взаимозависимость между ними столь велика, что их трудно разграничить. Сложные соединения расщепляются, и их составные части соединяются друг с другом в новых комбина-

циях, образуя другие сложные вещества. Примером сочетания катаболизма с анаболизмом могут служить взаимные превращения углеводов, белков и жиров, непрерывно происходящие в клетках нашего тела. Поскольку большинство анаболических процессов требует затраты энергии, необходимы какие-то катаболические процессы, которые поставляли бы энергию для реакций, связанных с построением новых молекул. Клетки зеленых растений обладают способностью синтезировать свои собственные органические соединения из минеральных веществ, которые они получают из почвы и воздуха; животные же зависят в своем питании от растений.

Другая особенность живых организмов — это их способность к *движению*. Подвижность большинства животных совершенно очевидна: они ползают, плавают, бегают или летают. Движения растений гораздо более медленны и не так заметны, но они все же происходят. Некоторые животные — губки, кораллы, устрицы, многие паразиты — сами не передвигаются с места на место, но у большинства из них имеются реснички или жгутики, приводящие в движение окружающую жидкую среду, которая доставляет этим животным пищу и все необходимое для жизни. Движение может быть результатом мышечного сокращения, биения *ресничек* или *жгутиков* (рис. 14, А) и, наконец, медленного течения массы протоплазмы — *амебоидное движение* (рис. 14, Б). Течение протоплазмы в клетках листьев растений известно под названием *циклоза* (рис. 14, В).

Живые организмы обладают *раздражимостью*: они реагируют на *раздражители* (*стимулы*), т. е. на физические или химические изменения в непосредственно окружающей их среде. Раздражители, вызывающие реакцию у большинства животных и растений, — это изменения цвета, интенсивности или направления световых лучей; изменения температуры, давления или звука; изменения в химическом составе почвы, воды или атмосферы, окружающей организм. Некоторые высокоспециализированные клетки тела обладают особой чувствительностью к раздражителям определенного типа: палочки и колбочки в сетчатке глаза реагируют на свет, определенные клетки в носу и во вкусовых почках языка — на химические стимулы, а специальные клетки кожи — на изменения температуры или давления. У низших животных и у растений такие специализированные клетки могут отсутствовать, но организм в целом реагирует на раздражение (рис. 15). Одноклеточные животные и растения отвечают на воздействие тепла или холода, некоторых веществ, света или на прикосновение микроиглы движением по направлению к раздражителю или от него.

Раздражимость растительных клеток не всегда столь очевидна, как раздражимость животных клеток, но и растительные клетки чувствительны к изменениям окружающей среды. Так, при изменении освещения течение протоплазмы в клетках растений иногда ускоряется или прекращается. Некоторые растения (например, венерина мухоловка, растущая на

болотах) чрезвычайно чувствительны к прикосновению и благодаря этому могут ловить насекомых (рис. 16): листья таких растений способны перегибаться вдоль средней жилки, а края их снабжены волосками; в ответ на раздражение, производимое насекомым, лист складывается, его края сближаются, а волоски, переплетаясь, не дают добыче выскользнуть; затем лист выделяет жидкость, которая убивает и переваривает насекомое. Способность ловить насекомых развилась как приспособление, позволяющее таким растениям получать часть необходимого для их роста азота из «поедаемой» добычи.

Рост живой ткани, т. е. увеличение клеточной массы, может происходить за счет увеличения *размеров* отдельных клеток, за счет увеличения их *числа* или же за счет того и другого. Увеличение размеров клеток может быть вызвано просто поглощением воды, но такого рода набухание обычно не рассматривают как рост. Ростом принято называть лишь те процессы, при которых увеличивается количество живого вещества организма, измеряемое количеством азота или белка. (Как вы думаете, почему показателем роста служит количество азота или белка, а не количество углеводов, жиров, серы или натрия?) Рост различных частей организма может происходить либо равномерно, либо одни части растут быстрее других, так что пропорции тела во время роста изменяются. Некоторые организмы могут расти в течение неопределенно долгого времени, тогда как другие имеют ограниченный период роста, за-

Рис. 15. Раздражимость растений.

А. Чувствительное растение *Mimosa pudica* в обычном состоянии. Б. То же растение через 5 с после того, как до него дотронулись: листья сложились и поникли.



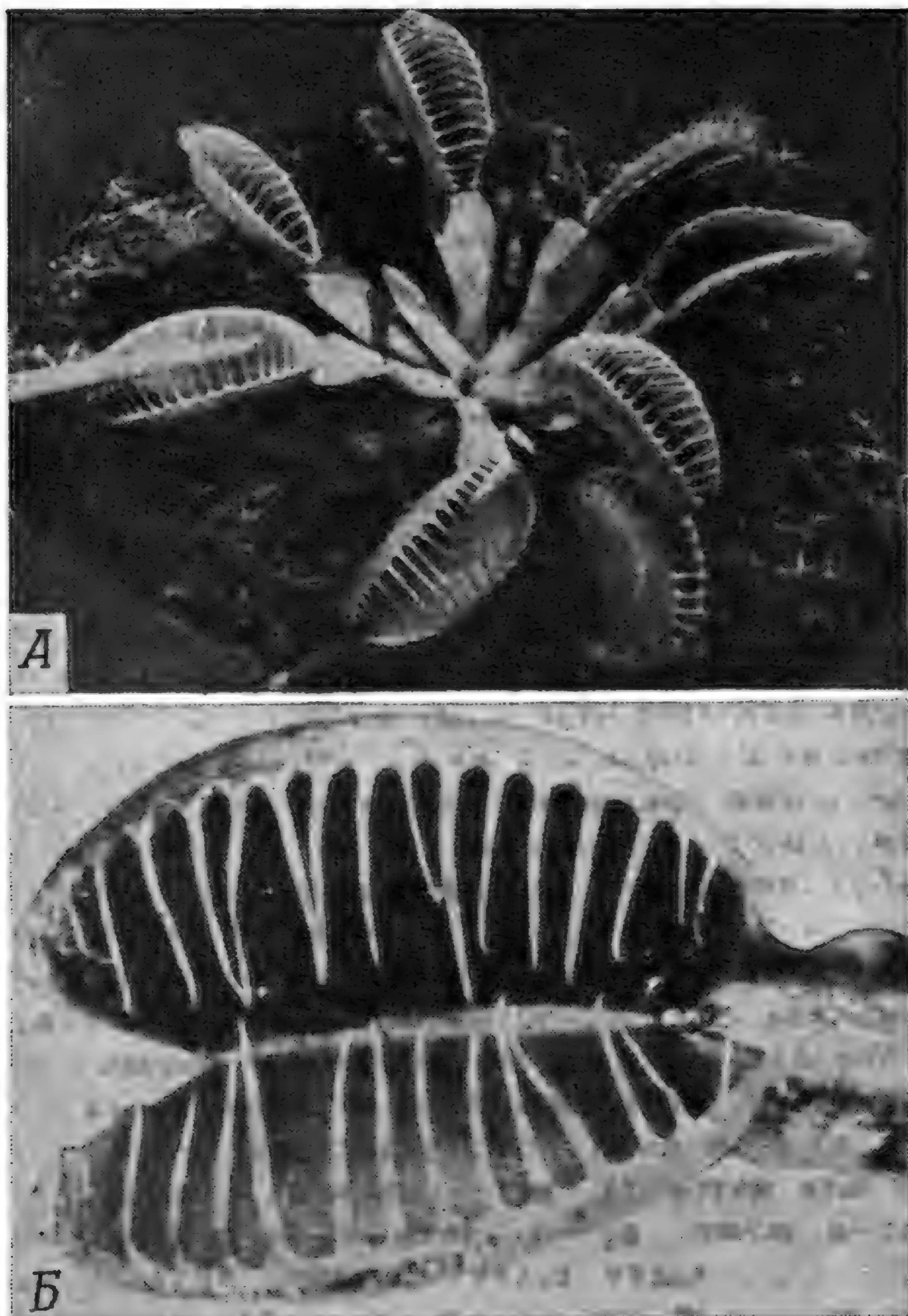


Рис. 16. Венерина мухоловка (*Dionaea*).

А. Растение, листья которого складываются в ответ на раздражение (отдельные листья на разных стадиях реакции). Б. Лист в увеличенном виде; можно видеть среднюю жилку и волоски на краях листа.

канчивающийся после достижения определенных размеров. Одна из замечательных особенностей процесса роста состоит в том, что вся-

кий растущий орган, так же как и любая растущая клетка, продолжает в то же время функционировать.

Если есть какое-либо свойство, которое можно считать *совершенно обязательным* атрибутом жизни, так это способность к воспроизведению. Наиболее простые вирусы лишены обмена веществ, не двигаются и не растут, и все-таки, поскольку они способны воспроизводить себя, а также мутировать, большинство биологов считает их живыми. Так как все живое происходит только от живого и не может возникать путем самозарождения, эта способность воспроизводить самих себя является важнейшей особенностью живых организмов.

Процесс размножения может сводиться к простому делению одного индивидуума на два (рис. 17). Однако у большей части организмов размножение связано с образованием специализированных клеток — яйцеклеток и сперматозоидов, которые, соединяясь между собой, образуют оплодотворенное яйцо, или *зиготу*, развивающуюся в новый организм. У некоторых паразитических червей процесс развития складывается из нескольких совершенно различных форм, сменяющих одна другую, пока цикл не завершится образованием взрослой особи.

Способность растения или животного *приспосабливаться* (*адаптироваться*) к окружающим условиям позволяет ему выжить в мире, полном неожиданных перемен. Тот или иной вид может либо отыскивать пригодную для его жизни среду, либо претерпевать изменения, делающие его лучше приспособленным к существующим в данный момент внешним условиям. Адаптация может осуществляться путем немедленного изменения, основанного на раздражимости, или путем длительного процесса мутирования и отбора. Конечно, отдельное растение или животное не может приспособиться ко

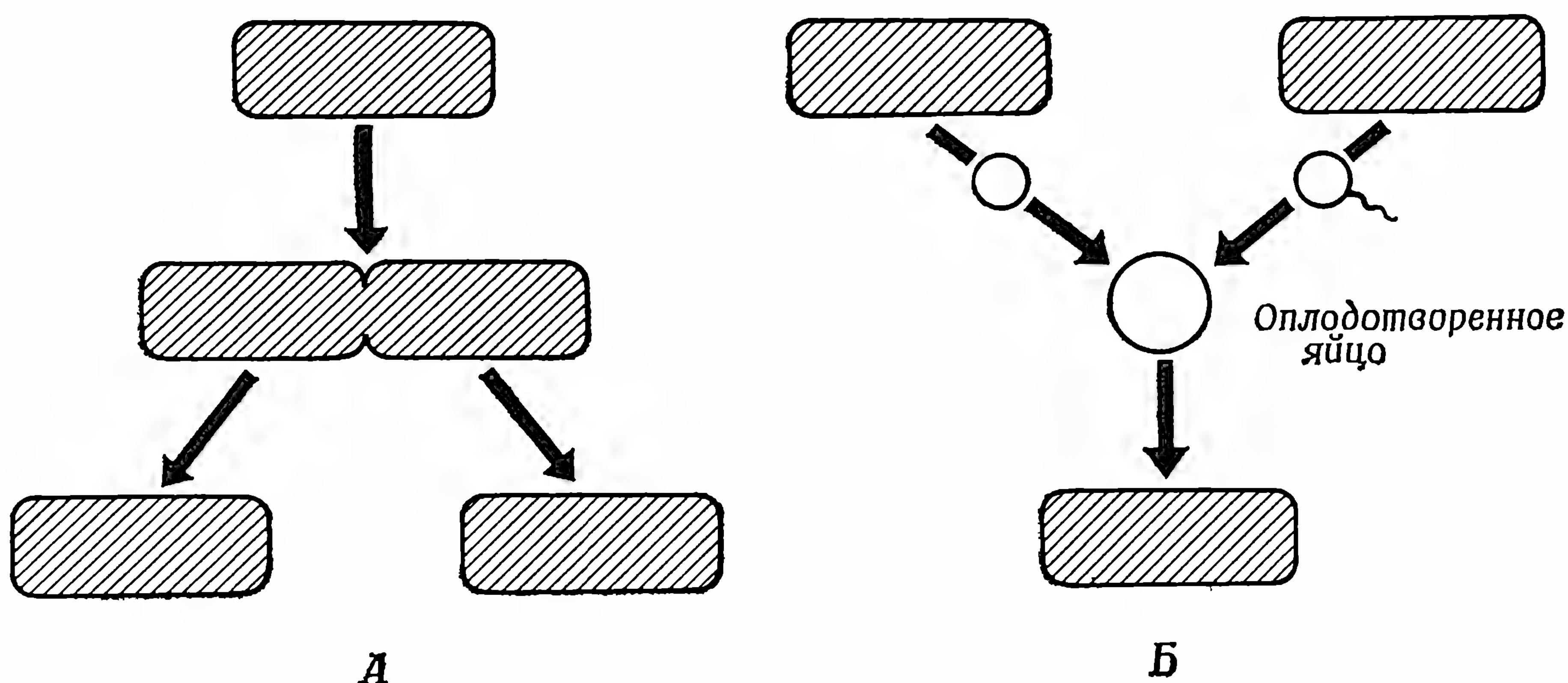


Рис. 17. Сравнительные схемы двух основных типов размножения.

А. Бесполое размножение: одна особь производит двух или большее число потомков. Б. Половое размножение: две гаметы от двух родительских особей, соединяясь, дают начало новому организму.

всем возможным условиям среды, а это означает, что существуют определенные области, где оно не сможет выжить. Перечень факторов, которые могут ограничивать распространение вида, почти бесконечен: вода, свет, температура, пища, хищники, конкуренты, паразиты и т. п.

24. ОБМЕН МАТЕРИАЛАМИ МЕЖДУ КЛЕТКОЙ И ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

Снаружи каждая клетка одета нежным эластичным покровом, который составляет неотъемлемый функциональный компонент клетки и называется *плазматической мембраной*. Эта мембрана играет чрезвычайно важную роль в регулировании состава клеточного содержимого, так как через нее в клетку поступают все питательные вещества и выходят наружу все отходы или продукты секреции. Мембрана задерживает проникновение в клетку одних веществ и облегчает поступление других. Клетки почти всегда окружены водной средой; это может быть пресная или морская вода (в случае простейших организмов), тканевый сок (высшие растения), плазма или внеклеточная жидкость (высшие животные).

Плазматическая мембрана действует так, как будто она пронизана ультрамикроскопическими порами, через которые проходят определенные вещества, причем величиной этих пор определяется максимальная величина способных пройти через них молекул. Возможность прохождения вещества через мембрану зависит не только от величины молекул, но и от электрического заряда диффундирующей частицы (если она им обладает), от присутствия и числа молекул воды, связанных с поверхностью этих частиц, и от растворимости частиц в липидах. Химическая и физическая природа мембраны выяснена еще не до конца, но, по-видимому, это трехслойная пленка толщиной около 12 нм. Наружный и внутренний слой, каждый толщиной около 3 нм, состоят из белка, а между ними лежит слой фосфолипидных молекул, имеющий толщину 60 нм (рис. 18).

Такого рода трехслойную структуру можно видеть на электронных микрофотографиях, полученных при высоком разрешении. Интересно, что все плазматические мембраны животных, растительных и бактериальных клеток, так же как и мембраны разнообразных внутриклеточных органелл, имеют, видимо, сходное трехслойное строение. Два слоя белка, разделенные слоем липида, так называемая *элементарная мембрана*, по-видимому, представляет собой

широко распространенную основную единицу мембранной структуры.

У растений почти все клетки имеют, кроме того, толстую *клеточную стенку*, состоящую из целлюлозы и лежащую снаружи от плазматической мембраны (у большинства животных клеток ее нет). Клеточная стенка во многих местах пронизана мельчайшими отверстиями, через которые протоплазма одной клетки соединяется с протоплазмой других, соседних с ней клеток; через эти отверстия вещества могут переходить из одной клетки в другую. Плотные, прочные клеточные стенки создают опору телу растения.

Для того чтобы понять механизмы, лежащие в основе обмена материалами между клеткой и окружающей средой, мы должны прежде всего учитывать, что для всех молекул в жидкостях и газах характерна тенденция диффундировать, т. е. перемещаться во всех направлениях до тех пор, пока они не распределятся равномерно по всему доступному пространству. *Диффузию* можно определить как распространение молекул из области их высокой концентрации в область более низкой концентрации, обусловленное их тепловым движением (рис. 19). Скорость диффузии зависит от величины молекул и от температуры. Молекулы, из которых построены все вещества, в том числе и твердые, находятся в постоянном движении. Основное различие между тремя состояниями вещества — твердым, жидким и газообразным — определяется степенью свободы движения молекул. Молекулы твердого тела упакованы сравнительно плотно, и силы притяжения между ними позволяют им совершать колебания, но не допускают свободного передвижения. В жидкости расстояния между молекулами несколько больше, межмолекулярные силы слабее и молекулы обладают значительной свободой передвижения. Наконец, в газообразном веществе молекулы настолько удалены друг от друга, что межмолекулярные силы ничтожны и свободу движения молекул ограничивают только внешние препятствия.

Если исследовать каплю воды под микроскопом, то движение молекул обнаружить не удастся, но если добавить к ней капельку туши (которая содержит мелкие частицы угля), то можно наблюдать непрерывное беспорядочное движение частиц угля. Каждая частица угля непрерывно подвергается ударам молекул воды, и толчки от этих ударов приводят эти частицы в движение. Такое движение мелких частиц называют *броуновским движением* по имени Роберта Броуна — английского ботаника, ко-

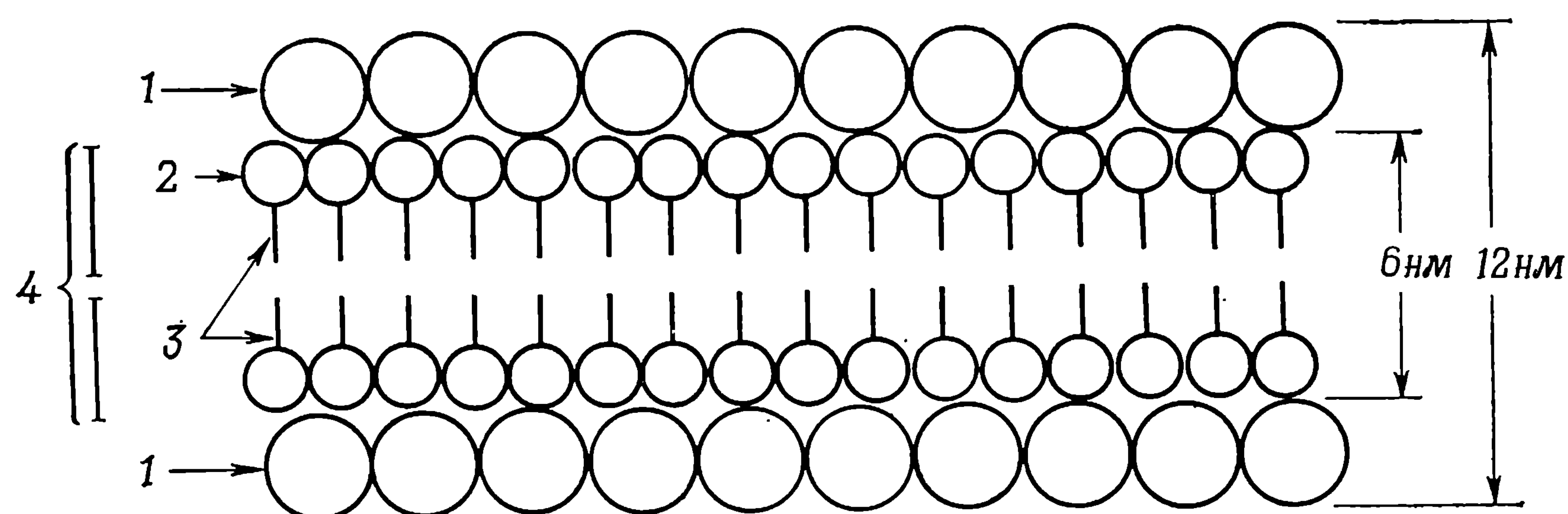


Рис. 18. Схема, иллюстрирующая широко распространенное гипотетическое представление о молекулярном строении биологических мембран (плазматической или митохондриальной мембраны).

Между наружным и внутренним слоями белковых молекул толщиной около 3 нм лежит двойной слой молекул фосфолипида толщиной около 6 нм. 1 — молекулы белка; 2 — гидрофильная часть молекулы; 3 — углеводородные цепи; 4 — двойной слой фосфолипидных молекул.

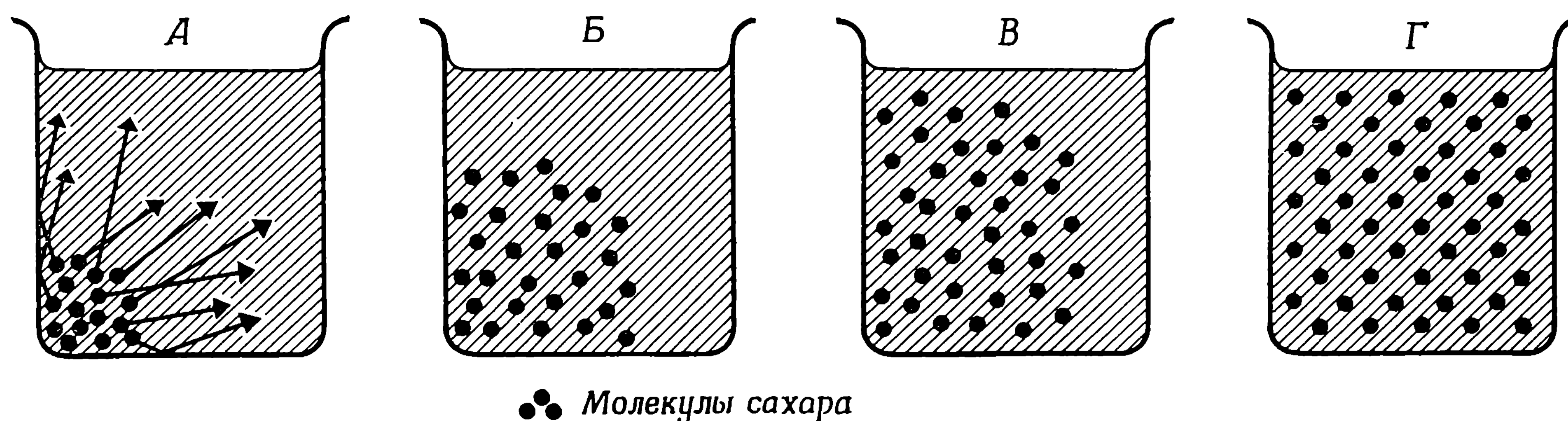


Рис. 19. Процесс диффузии.

Если кусочек сахара опустить в сосуд с водой, то сахар растворяется (А) и его молекулы начинают диффундировать. По прошествии длительного времени процесс диффузии приводит к тому, что молекулы равномерно распределяются по всему сосуду (Г).

торый его впервые заметил, рассматривая под микроскопом пыльцевые зерна в капле воды.

В процессе диффузии каждая молекула движется по прямой линии, пока не столкнется с чем-нибудь, например с другой молекулой или со стенкой сосуда; тогда она отскакивает и начинает перемещаться в другом направлении. Молекулы продолжают двигаться и после того, как они равномерно распределились по всему доступному пространству; однако, в то время как одни молекулы переходят, например, слева направо, другие переходят справа налево, и равновесие сохраняется. Различные вещества (сколько бы их ни было), находящиеся в одном и том же растворе, диффундируют независимо друг от друга. Скорость движения отдельных молекул может достигать нескольких сот метров в секунду, но каждая молекула до столкновения с другой, от которой она отскакивает, проходит лишь малую долю нанометра. Поэтому перемещение молекулы в каком-нибудь одном направлении происходит очень медленно. В этом можно убедиться, положив на дно стеклянного цилиндра, наполненного водой, кусочек какой-нибудь краски. Через несколько дней можно заметить, что красящее вещество постепенно поднимается вверх, но пройдут месяцы, прежде чем краска равномерно распределится по всему цилиндру. Таким об-

разом, хотя диффузия на очень малые расстояния происходит весьма быстро, для того чтобы пройти расстояние в несколько сантиметров, молекулам требуется много времени.

Этот факт имеет большое биологическое значение, так как из него следует, что число молекул кислорода или питательных веществ, которые могут достигнуть организма путем одной только диффузии, весьма ограничено. Лишь очень небольшой организм, которому ежесекундно необходимо относительно небольшое число молекул питательных веществ или кислорода, может выжить, сидя на одном месте и дожидаясь, когда эти молекулы дойдут до него путем диффузии. Более крупный организм должен иметь возможность либо передвигаться с места на место, либо приводить в движение окружающую среду и таким путем доставлять себе нужные молекулы, либо, наконец, он может обитать в таком месте, где сама среда непрерывно движется, например в реке или на морском побережье в зоне приливов. Крупные наземные растения — деревья и кустарники — разрешили эту проблему особым образом: у них имеется чрезвычайно сильно разветвленная корневая система, при помощи которой они получают необходимые им вещества с большого участка окружающей среды.

Могут ли молекулы данного вещества прохо-

дить через ту или иную мембрану, зависит от ее структуры и от величины имеющихся в ней пор. Мембрану называют *проницаемой*, если через нее проходит любое вещество, *непроницаемой* — если она не пропускает ни одно вещество, *избирательно проницаемой*, или *полупроницаемой*, — если через нее могут диффундировать некоторые, но не все вещества. Все клеточные мембраны (окружающие саму клетку, ядра, вакуоли и различные субклеточные структуры) обладают дифференциальной проницаемостью.

Диффузия растворенного вещества через полупроницаемую мембрану называется *диализом*. Для того чтобы продемонстрировать процесс диализа, можно взять мешочек из коллодия, целлофана или пергаменты, наполнить его раствором сахара и поместить в сосуд с водой. Если поры мембраны не слишком мелкие, то молекулы сахара будут проходить сквозь нее. Со временем концентрация сахара в воде, окружающей мешочек, станет равна концентрации его в мешочке. Диффузия молекул будет продолжаться и после этого, но концентрация изменяться не будет, так как диффузия в обоих направлениях будет происходить с одинаковой скоростью.

Но если взять мешочек с более мелкими порами, с тем чтобы он был проницаем для молекул воды, но непроницаем для более крупных молекул сахара, то наблюдается другое явление. Нальем в мешочек раствор сахара, снабдим мешочек пробкой с проходящей через нее стеклянной трубкой и поместим его в сосуд с водой (рис. 20, А). Молекулы сахара не проходят через мембрану и поэтому остаются внутри мешочка. Молекулы воды, однако, диффундируют через мембрану в раствор сахара. Жидкость внутри мешочка содержит 5% сахара, а следовательно, лишь 95% воды. Жидкость же, окружающая мешочек снаружи, представляет собой чистую воду. Поэтому молекулы воды переходят из области более высокой концентрации (100% — снаружи) в область более низкой концентрации (95% — внутри мешочка). Такая диффузия молекул воды или другого растворителя через мембрану называется *осмосом*.

По мере того как происходит осмос, вода поднимается по стеклянной трубке (рис. 20, Б). Если через мембраны пройдет такое количество воды, какое первоначально содержалось в мешочке, то раствор сахара окажется разбавленным до соотношения 2,5% сахара : 97,5% воды, но концентрация воды снаружи все еще будет выше, чем концентрация ее внутри, и осмос будет продолжаться. В конце концов уровень воды в стеклянной трубке поднимется настолько,

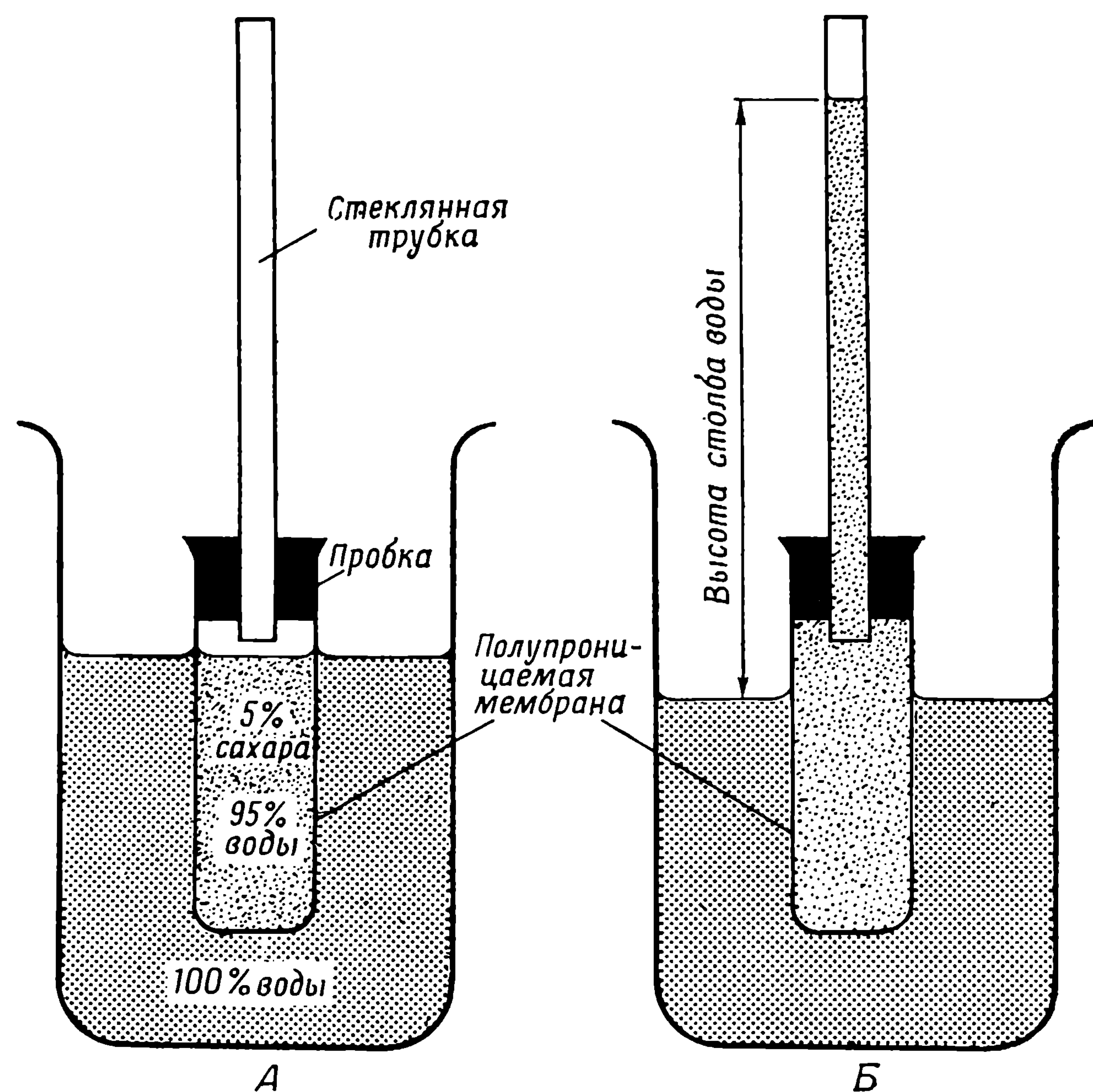


Рис. 20. Опыт, демонстрирующий явление осмоса.

А. В мешочек из полупроницаемой перепонки (например, из целлофана), подвешенный в воде, наливают 5%-ный раствор сахара. Молекулы воды диффундируют в мешочек, заставляя столбик воды в стеклянной трубке подниматься. Молекулы сахара крупнее, и поэтому они не могут проходить через поры в целлофане. Б. После достижения равновесия давление столбика воды в трубке в точности равно осмотическому давлению раствора сахара и служит мерой этого давления.

что давление, производимое водой в трубке, будет равно силе, заставляющей воду входить в мешочек. После этого изменение количества воды в мешочке прекратится; осмос через полупроницаемую мембрану будет продолжаться с одинаковой скоростью в обоих направлениях.

Давление столба воды в трубке служит мерой *осмотического давления* раствора сахара. Осмотическое давление вызывается стремлением молекул воды пройти сквозь полупроницаемую мембрану и выравнять концентрацию воды по обе стороны мембраны. Более концентрированный раствор сахара имел бы еще более высокое осмотическое давление и «насосывал» бы воду в трубку до более высокого уровня. При 10%-ной концентрации раствора сахара вода в трубке поднялась бы приблизительно вдвое выше, чем при 5%-ной.

Диализ и осмос — всего лишь две особые формы диффузии. *Диффузия* — общий термин для обозначения движения молекул из области высокой концентрации в область более низкой концентрации под действием тепловой энергии этих молекул. *Диализом* называется диффузия молекул растворенного вещества через полупро-

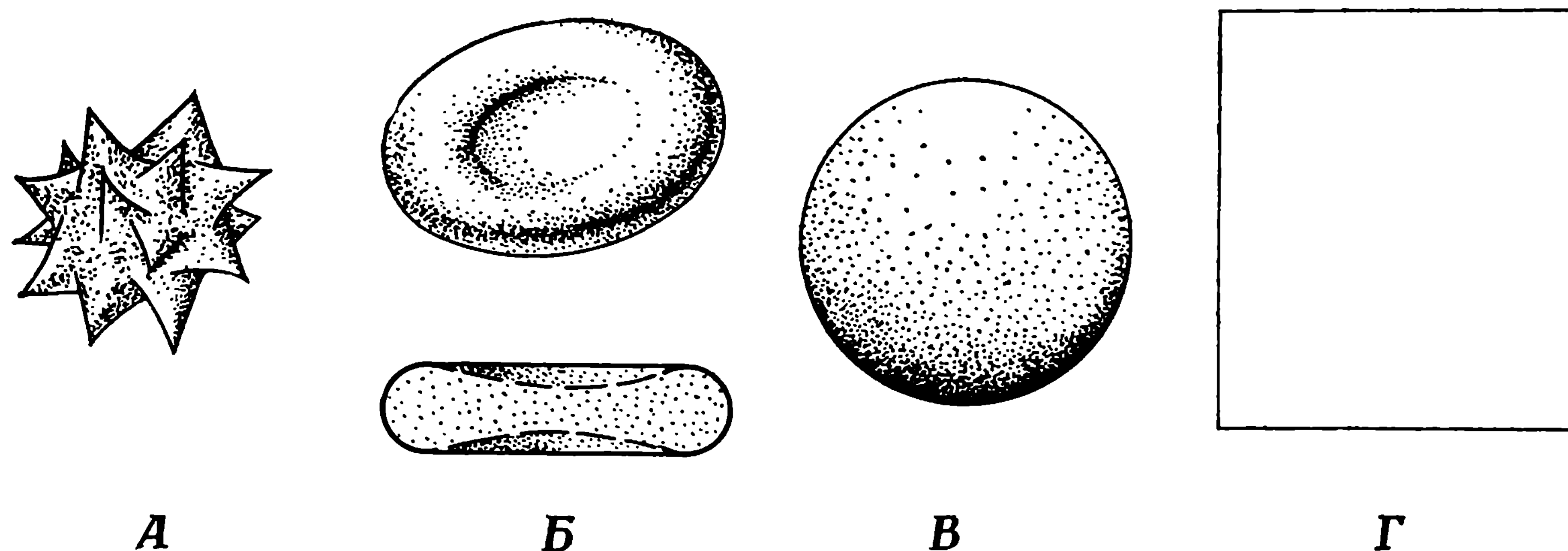


Рис. 21. Эритроциты в гипертоническом растворе сморщиваются (А), в изотоническом сохраняют нормальную форму (Б), а в гипотоническом набухают (В) и лопаются, так что от них остаются пустые оболочки, так называемые «тени» (Г).

нищаемую мембрану, а *осмосом* — диффузия через такую же мембрану молекул растворителя. В живых системах растворителем служит вода.

В жидком содержимом всякой живой клетки растворены соли, сахара и другие вещества, благодаря которым оно обладает известным осмотическим давлением. Если поместить клетку в жидкость с таким же осмотическим давлением, как и давление в клетке, вода не входит в клетку и не выходит из нее, а клетка соответственно не набухает и не съеживается; такую жидкость называют *изотонической* или *изоосмотической* по отношению к внутриклеточной жидкости. В норме плазма крови и все жидкости организма изотоничны; они содержат такое же количество растворенного материала, как и клетки.

Если концентрация растворенных веществ в окружающей жидкости выше, чем внутри клетки, то вода стремится выйти наружу и клетка съеживается. Такую жидкость называют *гипертонической* по отношению к клетке. Если в жидкости меньше растворенного материала, чем в клетке, ее называют *гипотонической*; в этом случае вода стремится войти в клетку и вызывает ее набухание. 0,9%-ный раствор хлористого натрия (иногда называемый «физиологическим» раствором) изотоничен по отношению к клеткам человека. Эритроциты, помещенные в 0,6%-ный раствор хлористого натрия, набухают и лопаются (рис. 21), в 1,3%-ном растворе они сжимаются, а в 0,9%-ном растворе с ними не происходит ни того, ни другого.

Если клетку поместить в раствор, не изотонический по отношению к ее содержимому, то она может иногда приспособиться к такой среде, изменяя содержание воды в своей протоплазме (набухая или сжимаясь) до тех пор, пока концентрация растворенных веществ в клетке и в окружающей среде не станет одинаковой.

Многие клетки способны активно насасывать воду или некоторые растворенные вещества через плазматическую мембрану и откачивать их наружу, в результате чего поддерживается осмотическое давление, отличное от осмотического давления окружающей среды. У простейших, живущих в сильно гипотонической пресной воде, выработались *сократительные вакуоли*, которые вбирают в себя воду из протоплазмы и выводят ее наружу. Перед растениями, обитающими в пресной воде, тоже встает проблема: как быть с водой, проникающей в клетки из окружающей гипотонической среды путем осмоса? Клетки растений не имеют сократительных вакуолей, чтобы «откачивать» воду, но зато прочная целлюлозная стенка клетки предохраняет ее от чрезмерного набухания. По мере поступления в клетку воды в ней возникает внутреннее давление, называемое *тургором*, которое препятствует дальнейшему проникновению воды. Тургор вообще характерен для растительных клеток; именно он «поддерживает» тело растения. Когда тургорное давление в клетках понижается вследствие недостатка воды, цветок увядает.

Многие организмы, обитающие в море, обладают феноменальной способностью избирательно накапливать некоторые вещества из морской воды. Морские водоросли могут накапливать иод в таком количестве, что концентрация его в клетках становится в 2 миллиона раз выше, чем в окружающей среде. Примитивные хордовые — оболочники — способны накапливать ванадий, и концентрация этого элемента в их клетках может превышать его концентрацию в морской воде тоже примерно в два миллиона раз. Перенос воды или растворенных веществ в клетку или из клетки против градиента концентрации представляет собой физическую работу и требует затраты энергии. Клетка способна перемещать молекулы против градиента концентрации лишь пока она жива

и пока в ней происходят метаболические процессы, доставляющие энергию. Если на клетку воздействовать каким-нибудь метаболическим ядом («отравляющим» обмен веществ), например цианистым калием, она утрачивает способность создавать и поддерживать разность концентраций по обе стороны плазматической мембраны.

25. КЛЕТОЧНОЕ ЯДРО

Каждая клетка содержит небольшую, обычно шаровидную или овальную органеллу, называемую *ядром*. В одних клетках ядро занимает относительно постоянное положение и располагается примерно в центре клетки; в других оно свободно перемещается и может оказаться почти в любом участке. Ядро играет важную роль в регулировании протекающих в клетке процессов; оно содержит наследственные факторы, или гены, определяющие признаки данной клетки и всего организма, и прямо или косвенно регулирует многие стороны клеточной активности. Ядро отделено от окружающей цитоплазмы *ядерной мембраной*, состоящей из двух элементарных мембран; ядерная мембрана регулирует передвижение веществ из ядра в цитоплазму и обратно. В электронном микроскопе видно, что ядерная мембрана состоит из двух слоев и что в ней имеются поры (рис. 22), через которые содержимое ядра сообщается с цитоплазмой; возможно, что через эти поры проходят информационные макромолекулы. По-видимому, наружный из двух слоев ядерной мембраны без перерыва переходит в мембраны эндоплазматической сети и комплекса Гольджи.

В ядре клетки, убитой путем фиксации в соответствующих химических веществах и окрашенной подходящими красителями, выявляются различные структуры. В живой клетке их трудно увидеть с помощью обычного светового микроскопа, но они хорошо видны в фазово-контрастном микроскопе (рис. 23). В *кариоплазме* — полужидком основном веществе ядра — взвешено строго определенное число вытянутых нитевидных образований, называемых *хромосомами*; они состоят из ДНК и белка и содержат единицы наследственности — *гены*. На окрашенном срезе (рис. 23) клетки в состоянии покоя (в период между делениями) хромосомы обычно неразличимы, а вместо них

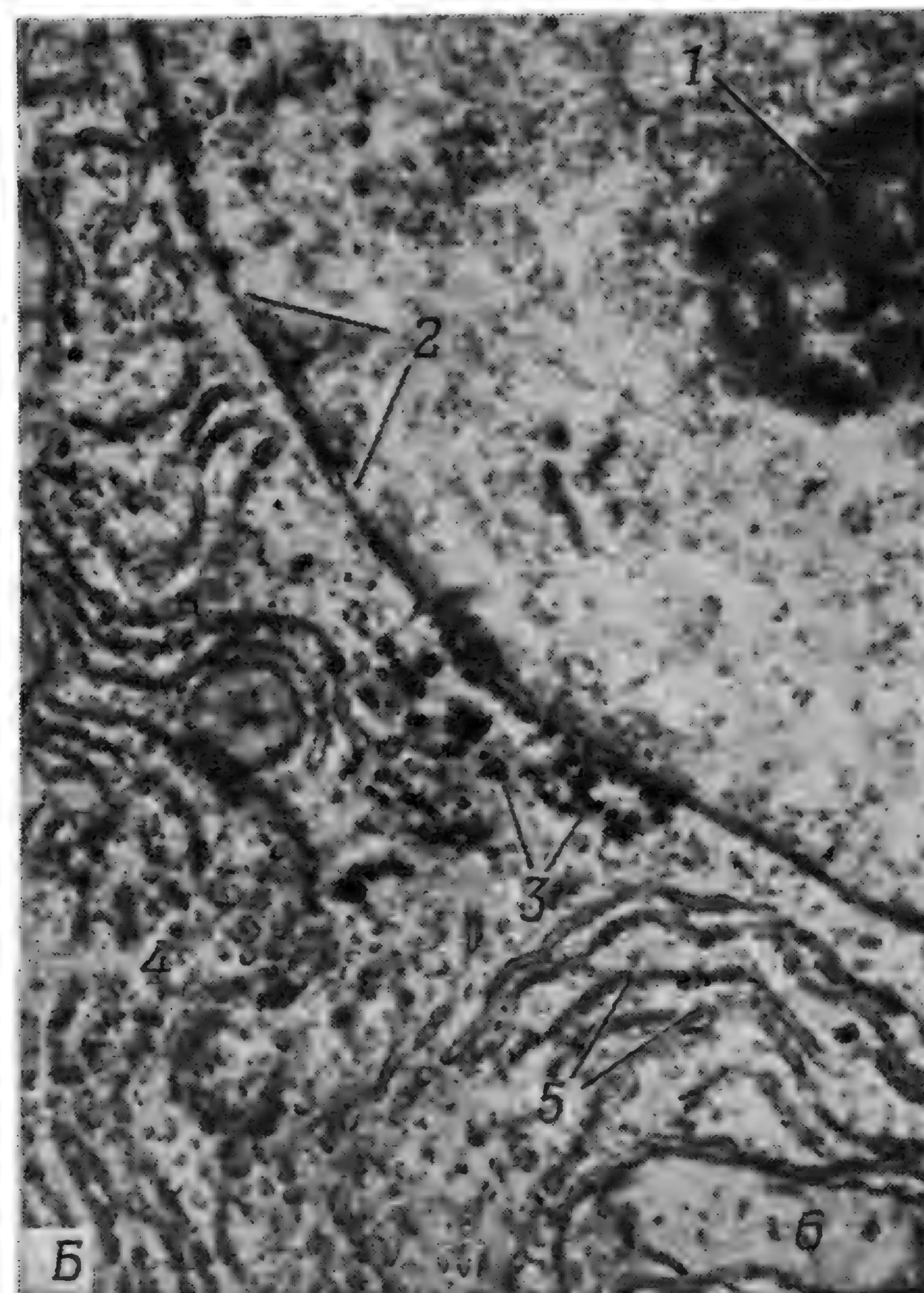
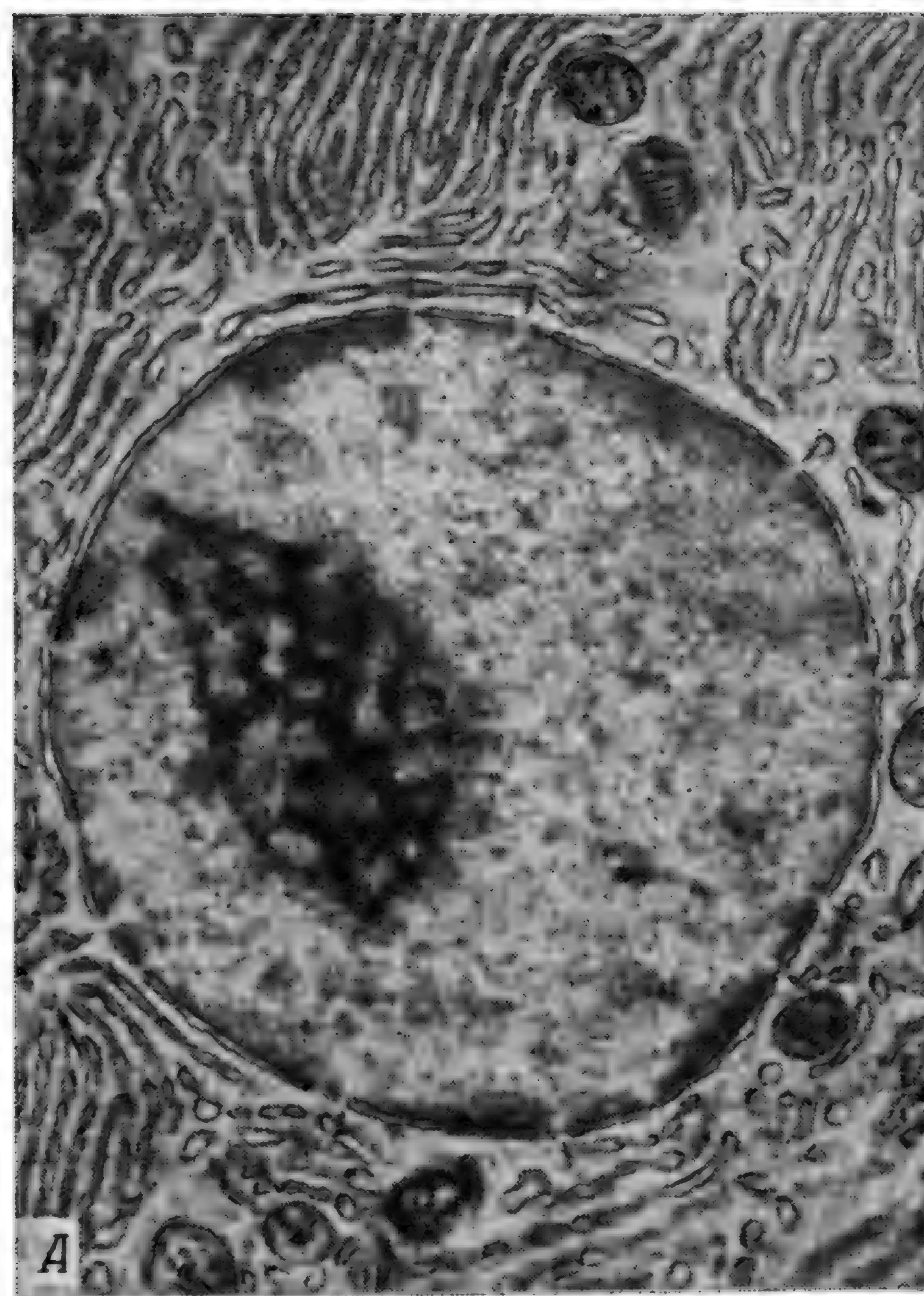


Рис. 22.

А. Электронная микрофотография ядра и окружающей его эндоплазматической сети; поры показаны стрелками ($\times 20\,000$).
Б. Часть того же препарата при большем увеличении ($\times 50\,000$).
1 — ядрышко; 2 — поры; 3 — гликоген; 4 — рибосомы; 5 — эндоплазматическая сеть; 6 — митохондрия.

видна сеть из темных тяжей и зернышек, в совокупности называемых *хроматином*. Перед началом деления ядра эти тяжи уплотняются в компактные палочковидные хромосомы, которые впоследствии строго поровну распределяются между двумя дочерними клетками. Для каждого организма характерно строго определенное число хромосом, содержащееся в каждой из составляющих его клеток. У плодовой мушки (дрозофилы) 8 хромосом, у сорго их 10, у садового гороха 14, у кукурузы 20, у жабы 22, у томата 24, у вишни 32, у крысы 42, у человека 46, у картофеля 48, у козы 60, а у утки 80. Приведенные цифры относятся к соматическим клеткам высших растений и животных, в которых хромосома каждого типа представлена в двойном числе; клетку с двумя полными наборами хромосом называют *диплоидной*. Сперматозоиды и яйцеклетки, в которых каждая хромосома представлена лишь в единственном числе (т. е. имеется один полный набор хромосом), называют *гаплоидными* клетками. Число хромосом в них вдвое меньше, чем в соматических клетках того же организма. При оплодотворении яйцеклетки сперматозоидом два гаплоидных набора хромосом объединяются и таким образом восстанавливается их диплоидное число.

В ядре имеется сферическое тельце, называемое *ядрышком*. В большинстве клеток ядрышко чрезвычайно изменчиво: оно меняет

свою форму и структуру, появляется и исчезает. Ядро может содержать и несколько ядрышек, но обычно клетки каждого вида животных или растений содержат определенное число ядрышек. Ядрышки исчезают, когда клетка готовится к делению, а затем появляются вновь; они, по-видимому, участвуют в синтезе рибонуклеиновой кислоты, входящей в состав рибосом. Если ядрышко разрушить сфокусированным пучком рентгеновских или ультрафиолетовых лучей, то клеточное деление подавляется. Если же подвергнуть облучению другой участок ядра, не затрагивая ядрышко, то этого не происходит.

Для того чтобы выяснить роль ядра, можно удалить его из клетки и наблюдать последствия такой операции. Если с помощью микроиглы удалить ядро у одноклеточного животного — амебы, то клетка продолжает жить и двигаться, но не может расти и через несколько дней погибает. Следовательно, ядро необходимо для метаболических процессов (в первую очередь — для синтеза нуклеиновых кислот и белков), обеспечивающих рост и размножение клеток.

Можно возразить, что к гибели приводит не утрата ядра, а сама операция. Для того чтобы выяснить это, необходимо поставить *опыт с контролем*, т. е. подвергнуть две группы амеб одной и той же операции, с той разницей, что



Рис. 23. Микрофотография живых клеток асцитной опухоли, полученная с помощью фазово-контрастного микроскопа.

1 — митохондрии; 2 — ядрышко; 3 — ядерная мембрана; 4 — хромосомы.

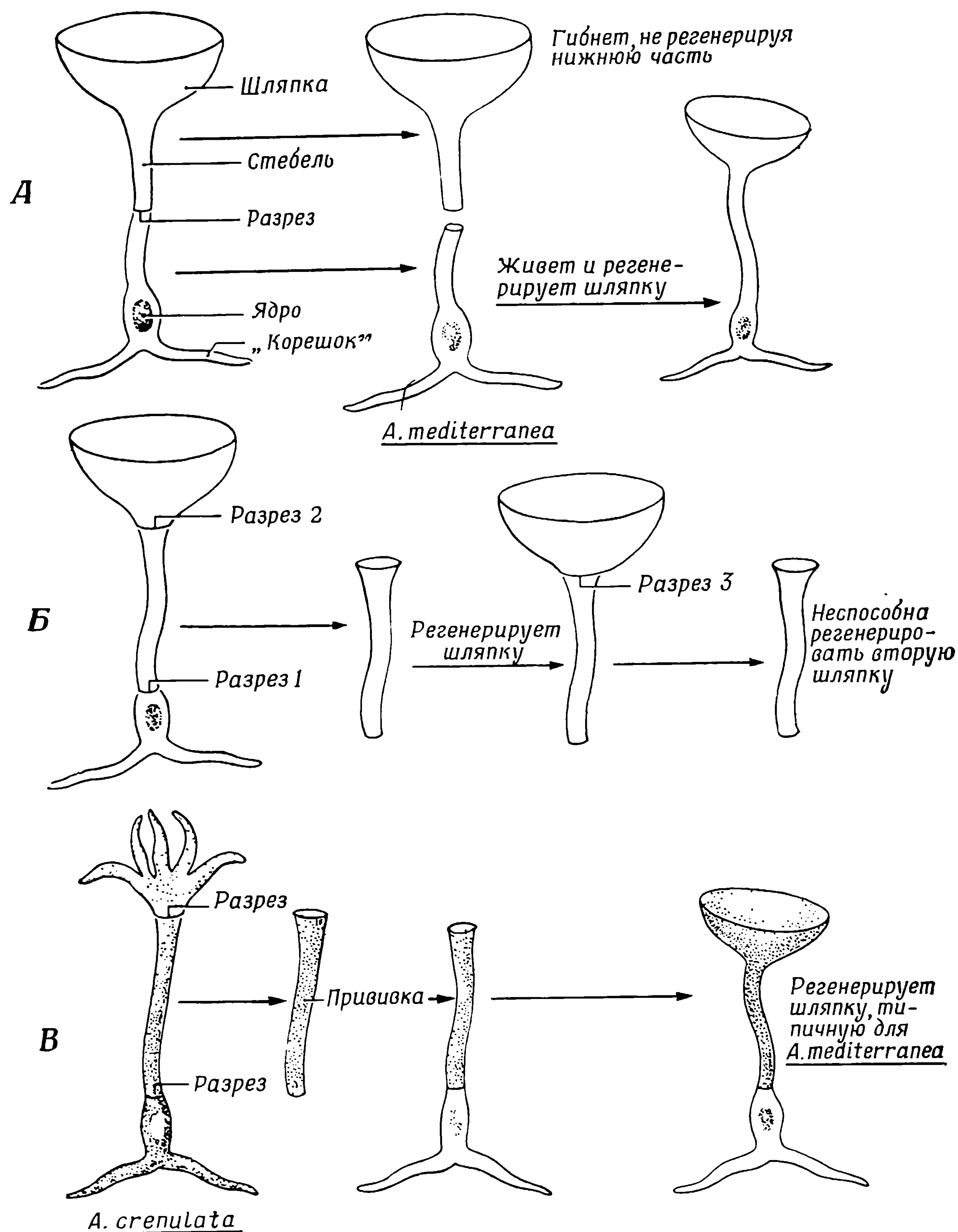


Рис. 24. Эксперименты Геммерлинга, доказывающие выработку ядром *Acetabularia* вещества, необходимого для регенерации шляпки.

в одном случае ядро действительно удаляют, а в другом в амёбу вводят микроиглу, передвигают ее в клетке подобно тому, как это делается при удалении ядра, и выводят, оставив ядро в клетке; это называется «мнимой» операцией. После такой процедуры амёбы оправляются, растут и делятся; это показывает, что гибель амёб первой группы вызывалась не операцией как таковой, а именно удалением ядра.

Классическую серию опытов, доказывающих важную роль ядра в регуляции клеточного роста, провел Геммерлинг на одноклеточном (неклеточном) растении *Acetabularia mediterranea*. Эта морская водоросль, которая может достигать высоты 5 см, внешне несколько напоминает гриб и имеет «корни» и «стебель», заканчивающийся сверху большой дисковид-

ной «шляпкой». Все растение представляет собой одну-единственную клетку и содержит лишь одно ядро, находящееся у основания стебля.

Геммерлинг установил, что если перерезать стебель, то нижняя часть остается живой, регенерирует шляпку и полностью оправляется после операции (рис. 24, А). Верхняя же часть, лишенная ядра, живет в течение некоторого времени, но в конце концов погибает, не будучи в состоянии восстановить нижнюю часть. Следовательно, ацетабулярии, так же как и амёбе, ядро необходимо для метаболических процессов, лежащих в основе роста; регенерация — это, конечно, одна из форм роста. В последующих экспериментах (рис. 24, Б) Геммерлинг сначала перерезал стебель непосредственно над ядром (разрез 1), а затем вторично перерезал

его чуть ниже шляпки (разрез 2). Изолированный отрезок стебля, будучи снова помещен в морскую воду, частично или полностью восстанавливал шляпку. Казалось бы, это говорит о том, что ядро не является необходимым для регенерации; однако если Геммерлинг удалял и вторую шляпку (разрез 3), то третья шляпка уже не развивалась.

На основании таких экспериментов Геммерлинг заключил, что ядро вырабатывает какое-то вещество, необходимое для образования шляпки. Это вещество распространяется путем диффузии вверх по стеблю и стимулирует рост шляпки. В только что описанных опытах после перерезок 1 и 2 в стебле оставалось достаточно этого вещества, чтобы вызвать образование еще одной шляпки. Однако после того, как это вещество было израсходовано на образование одной новой шляпки, регенерация второй шляпки при отсутствии ядра оказалась уже невозможной.

У другого вида, *Acetabularia crenulata*, шляпка ветвистая, а не дисковидная. Если кусочек стебля этого вида (без ядра) пересадить на нижнюю часть стебля *A. mediterranea* (с ядром *A. mediterranea*), то на верхушке стебля образуется новая шляпка, но форма ее определяется не пересаженным кусочком стебля, а нижней частью, на которую он пересажен (рис. 24, В). Ядро благодаря содержащимся в нем генам доставляет специфическую информацию, определяющую форму регенерирующей шляпки, и его влияние оказывается сильнее тенденции пересаженного кусочка стебля образовать шляпку, характерную для вида *A. crenulata*. Ядро может контролировать активность других частей клетки благодаря тому, что в его хромосомах закодированы «инструкции», необходимые для синтеза белков и других веществ, от которых зависят структурные особенности и функции клетки. Очевидно, всякий раз, когда клетка делится, весь этот набор инструкций удваивается и каждая из дочерних клеток получает по одному его экземпляру.

26. ЦЕНТРИОЛИ И МИТОТИЧЕСКОЕ ВЕРЕТЕНО

В клетках животных и некоторых низших растений около ядра находятся два небольших интенсивно окрашивающихся тельца — *центриоли*. Центриоли играют важную роль в клеточном делении: в начале деления они отходят друг от друга, направляясь к противоположным полюсам клетки, и между ними образуется веретено. В электронном микроскопе каждая центриоль имеет вид полого цилиндра,

в стенку которого заложены 9 групп продольных трубочек, по 3 трубочки в каждой группе (рис. 25). В типичном случае длинные оси цилиндров двух центриолей расположены перпендикулярно друг другу.

Когда клетка начинает делиться, центриоли расходятся к ее противоположным концам. От каждой центриоли отходят тонкие нити в виде лучей, образующие звезду, а между расходящимися центриолями протягиваются белковые нити, свойства которых сходны со свойствами сократимого белка мышц — *актомиозина*. Эти нити расположены в виде двух конусов, обращенных друг к другу основаниями, образуя *веретено*, сужающееся к концам, или *полюсам* (около центриолей), и расширяющееся к середине, или *экватору*. Нити веретена тянутся от экватора к полюсам, так что веретено представляет собой единую внутриклеточную структуру: можно ввести в клетку тонкую иглу и перемещать с ее помощью все веретено. Применяя специальную методику, можно извлечь веретено из клетки (рис. 120). Изолированные веретена содержат белок (в основном — один вид белка), а также небольшое количество РНК. Некоторые из нитей веретена прикрепляются к центромерам хромосом, и создается впечатление, что во время митоза они толкают или тянут хромосомы к полюсам.

В электронном микроскопе при сильном увеличении нити веретена имеют вид тонких прямых полых трубочек. Во время клеточного деления они сначала удлиняются, а затем укорачиваются, но, по-видимому, не становятся при этом тоньше или толще. Это позволяет предполагать, что изменение размеров веретена происходит не за счет растягивания или сокращения, а за счет добавления к ним нового материала или его удаления. Пробовали метить движущуюся нить веретена, «прижигая» какой-нибудь ее участок ультрафиолетовыми лучами; при этом можно было видеть, что метка перемещается из области экватора к полюсу и, дойдя до конца нити, исчезает; очевидно, белковый материал добавляется к нити у экватора, движется к полюсу и там элиминируется.

Свободная поверхность некоторых клеток покрыта ресничками, и у основания каждой реснички находится *базальное тельце*. Это образование очень похоже на центриоль, так как в нем тоже имеется 9 параллельных трубочек. Каждая ресничка содержит 9 продольных нитей, расположенных по периферии, и еще 2 нити, расположенные центрально. Так же как и центриоли, базальные тельца могут удваиваться.



Рис. 25. Электронная микрофотография клетки в перпод митоза.
Видны центриоли (1), нити веретена (2), сходящиеся к центриоли, и хромосомы, расположенные в экваториальной области клетки (3) ($\times 80\ 000$).

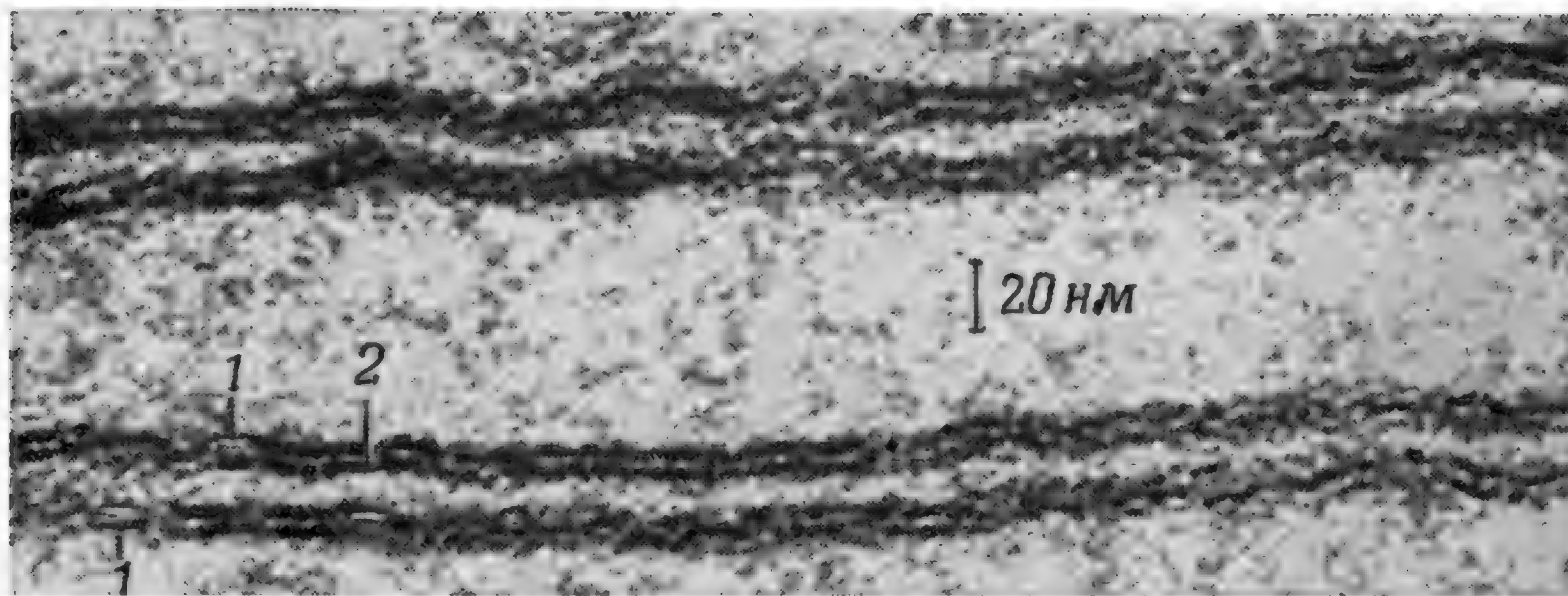


Рис. 26. Электронная микрофотография плазматических мембран клеток кишечного эпителия ($\times 240\,000$).

Видны трехслойные элементарные мембраны (1) и межклеточные пространства (2).

27. МИТОХОНДРИИ

Материал, находящийся внутри плазматической мембраны, но вне ядра, называется *цитоплазмой*. В обычном микроскопе он выглядит как полужидкое основное вещество, в котором взвешены разнообразные капельки, вакуоли, гранулы и палочковидные или нитевидные структуры. Электронная микроскопия показала, что цитоплазма представляет собой чрезвычайно сложный лабиринт из мембран (рис. 26) и заключенных в эти мембраны пространств. При исследовании тонкого среза клетки в электронном микроскопе эти мембраны имеют вид массы червеобразных полых тяжей, образующих так называемую *эндоплазматическую сеть*. В трехмерном пространстве она представляет собой систему пластинчатых мембран, заполняющих большую часть цитоплазмы. Остальная ее часть заполнена другими специализированными структурами, несущими специфические функции; это митохондрии, аппарат Гольджи, центриоли и пластиды.

Все живые клетки, как растительные, так и животные, содержат *митохондрии* — тельца величиной 0,2—5 мкм, форма которых варьирует от сферической до палочковидной и нитевидной. Число митохондрий в одной клетке может быть очень разным: от нескольких штук до более чем тысячи. При исследовании живых клеток можно видеть, что митохондрии движутся, изменяют свои размеры и форму, сливаются между собой в более длинные образования или распадаются на относительно короткие структуры. Обычно они сосредоточены в той части клетки, где обмен веществ наиболее интенсивен.

Более крупные митохондрии видны в обычный микроскоп, но детали их внутреннего строения можно выявить только с помощью электронного микроскопа. Каждая митохондрия ограничена двойной мембраной; наружный слой образует гладкую наружную поверхность, а от

внутреннего слоя отходят многочисленные складки в виде параллельных, направленных к центру митохондрии выступов, которые могут встречаться, а иногда и сливаться со складками, отходящими от противоположной стороны (рис. 27). Каждый из этих слоев представляет собой элементарную мембрану и состоит в свою очередь из двойного слоя молекул фосфолипида, покрытого с обеих сторон слоем белковых молекул. Внутренние складки, называемые *кристами*, содержат ферменты, участвующие в

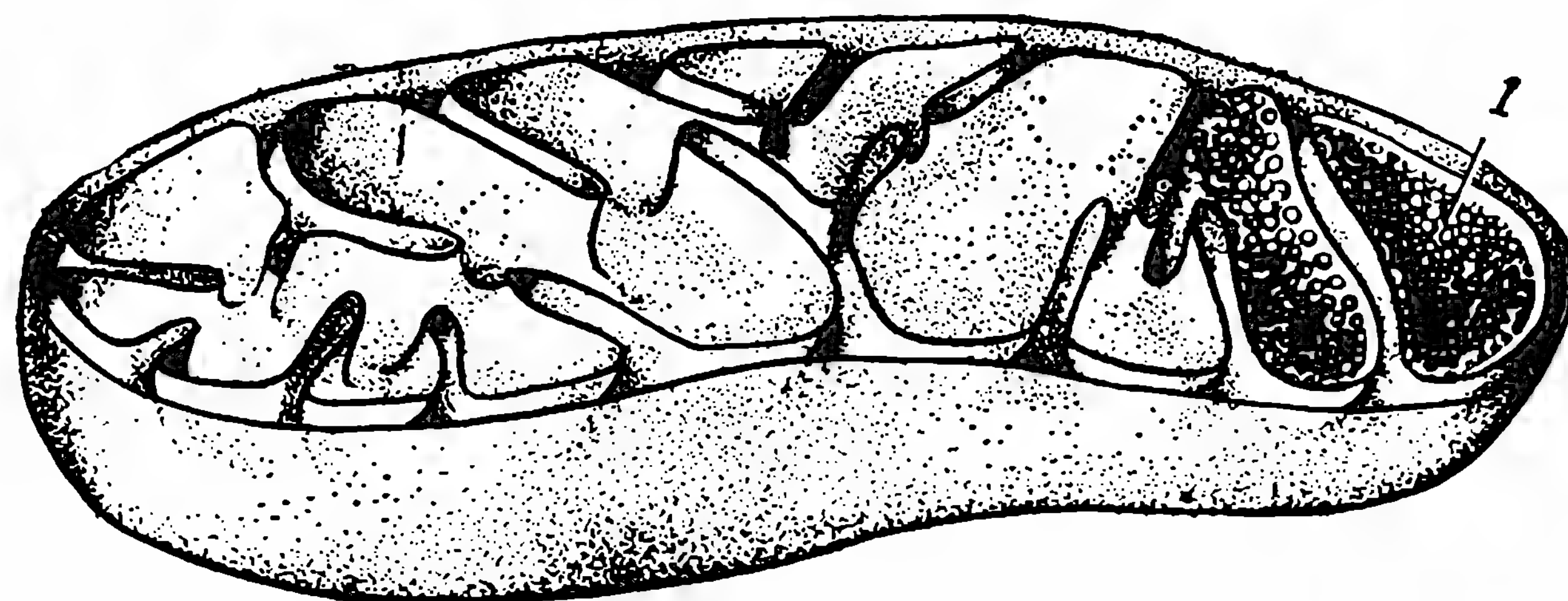


Рис. 27. Схема строения митохондрии, показывающая расположение наружной и внутренней мембран.

Внутренняя поверхность внутренней мембраны покрыта регулярно расположенными частицами, имеющими форму многогранников и соединенными с мембраной тонкой ножкой. Полагают, что эти образования, называемые «субмитохондриальными частицами» (1), содержат ферменты, участвующие в окислительном фосфорилировании.

системе переноса электронов, которая играет важнейшую роль в превращении потенциальной энергии пищевых веществ в биологически полезную энергию, необходимую для осуществления клеточных функций. Полужидкое внутреннее содержимое митохондрии — *матрикс* — содержит ферменты цикла лимонной кислоты, или цикла Кребса. Митохондрии, главная функция которых — преобразование энергии в биологически полезную форму, иногда называют «электростанциями» клетки.

Биохимики научились гомогенизировать клетки, а затем отделять митохондрии от других внутриклеточных органелл путем диффе-



Рис. 28. Электронная микрофотография тонкого среза морской нитрифицирующей бактерии *Nitrosocystis oceanus*.

Через центральную часть клетки проходят параллельные пластинки мембранных органелл, содержащих ферменты системы переноса элементов. По обе стороны от этих органелл видны светлые участки, содержащие нити ДНК; ближе к периферии клетки расположены рибосомы, которые имеют вид темных точек. Кнаружи от цитоплазматической мембраны видна клеточная стенка, состоящая из четырех плотных слоев.

ренциального центрифугирования на больших скоростях. Эти очищенные митохондрии при инкубации их *in vitro* расщепляют углеводы и жирные кислоты до двуокиси углерода и воды, используя кислород и высвобождая бога-

тые энергией фосфаты. Во время этих процессов митохондрии набухают и сжимаются.

Биологи выдвигали различные гипотезы об эволюционном происхождении митохондрий. В клетках бактерий митохондрий нет, но в них

имеются мембраны, в которые как бы встроены ферменты, образующие систему переноса электронов. У некоторых бактерий эти мембраны лежат под самой плазматической мембраной. Другие бактерии, например некоторые морские формы, имеют сложную систему тонких параллельных пластинок, пересекающих центральную область клетки (рис. 28). В этих пластинчатых мембранах также находятся ферменты, участвующие в системе переноса электронов. Можно было бы предположить, что, по мере того как клетки становились более крупными и сложными, эти мембраны образовывали складки и в конце концов отделялись, превращаясь в обособленные органеллы — предшественники современных митохондрий. Некоторые исследователи высказывали даже мысль о том, что целые бактериальные клетки вместе со своими мембранами из ферментов, переносящих электроны, проникли в более крупные клетки и перешли к симбиотическому существованию в качестве их митохондрий.

28. ХЛОРОПЛАСТЫ

В клетках большинства растений имеются *пластиды* — небольшие тельца, в которых происходит синтез или накопление органических веществ. Наиболее важные пластиды — *хлоропласты* — содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, который придает растению зеленую окраску и играет важнейшую роль в фотосинтезе, улавливая энергию солнечного света. Типичные хлоропласты — это дисковидные образования диаметром около 5 мкм и толщиной 1 мкм. При изучении в электронном микроскопе видно, что хлоропласты построены из мембран, плотно уложенных параллельно друг другу (рис. 29). Каждая клетка содержит от 20 до 100 хлоропластов, которые могут расти и делиться, образуя новые, дочерние хлоропласты. Внутри каждого хлоропласта находится множество мелких телец, называемых *гранами* (рис. 30); эти тельца содержат хлорофилл.

Хлоропласт — это не просто мешочек, наполненный хлорофиллом. Самая способность этого пигмента улавливать энергию света зависит от его упаковки в гранах. Слой молекул хлорофилла и слой фосфолипидных молекул лежат здесь между слоями белка (рис. 31). Благодаря этому молекулы хлорофилла распределены по большой площади; кроме того, слоистая структура, возможно, облегчает перенос энергии с одной молекулы на другую — соседнюю с ней — во время фотосинтеза. Материал, в который погружены грана, называется *стромой*. Многочисленные грана одного



Рис. 29. Электронная микрофотография хлоропласта из листа растения махорки (*Nicotiana rustica*), выявляющая тонкую структуру граны ($\times 30\,000$).

В гранах внутри хлоропласта видны чередующиеся слои белка и липидов; видна также мембрана, отделяющая хлоропласт от окружающей цитоплазмы.

хлоропласта соединены между собой листками мембран, проходящих через строму.

Другой тип пластид — это бесцветные *лейкопласты*, которые служат центрами накопления крахмала и других веществ. Пластиды третьего типа — *хромoplastы* — содержат различные пигменты, обуславливающие окраску цветков и плодов.

29. РИБОСОМЫ И ДРУГИЕ ОРГАНЕЛЛЫ ЦИТОПЛАЗМЫ

Клетки с особенно активным синтезом секретруемых белков (так называемый «синтез на экспорт»), например клетки поджелудочной железы, заполнены мембранами *эндоплазматической сети*, образующими сложный лабиринт (рис. 32); в других клетках таких мембран может быть мало. Эндоплазматическая сеть бывает двух типов: *агранулярная*, или *гладкая*,

Рис. 30. Электронная микрофотография внутренней поверхности одного участка грани.

Использование метода напыления позволило выявить правильное линейное расположение сфероидов (10×20 нм), называемых *квантосомами* (указаны стрелками).

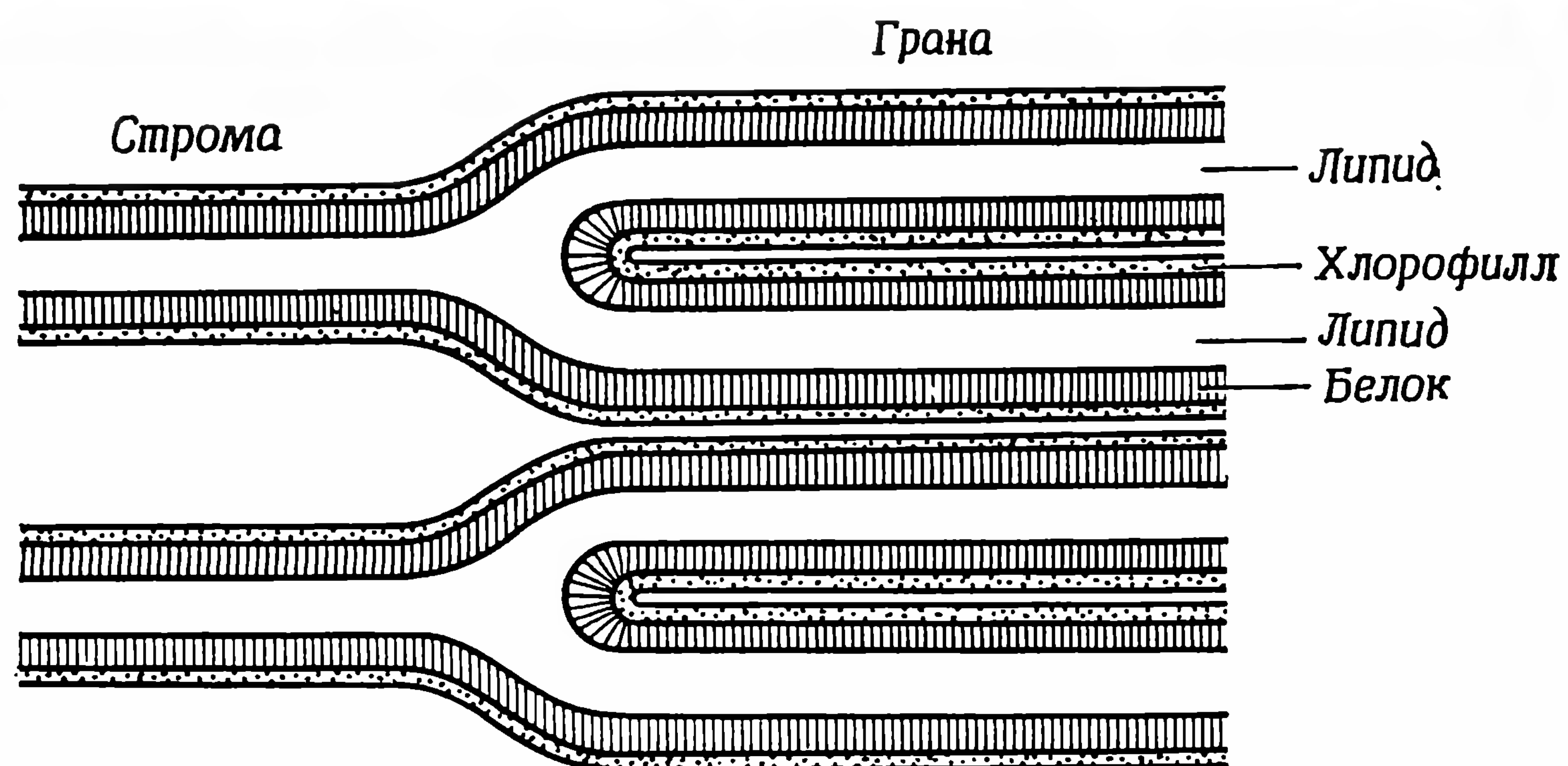
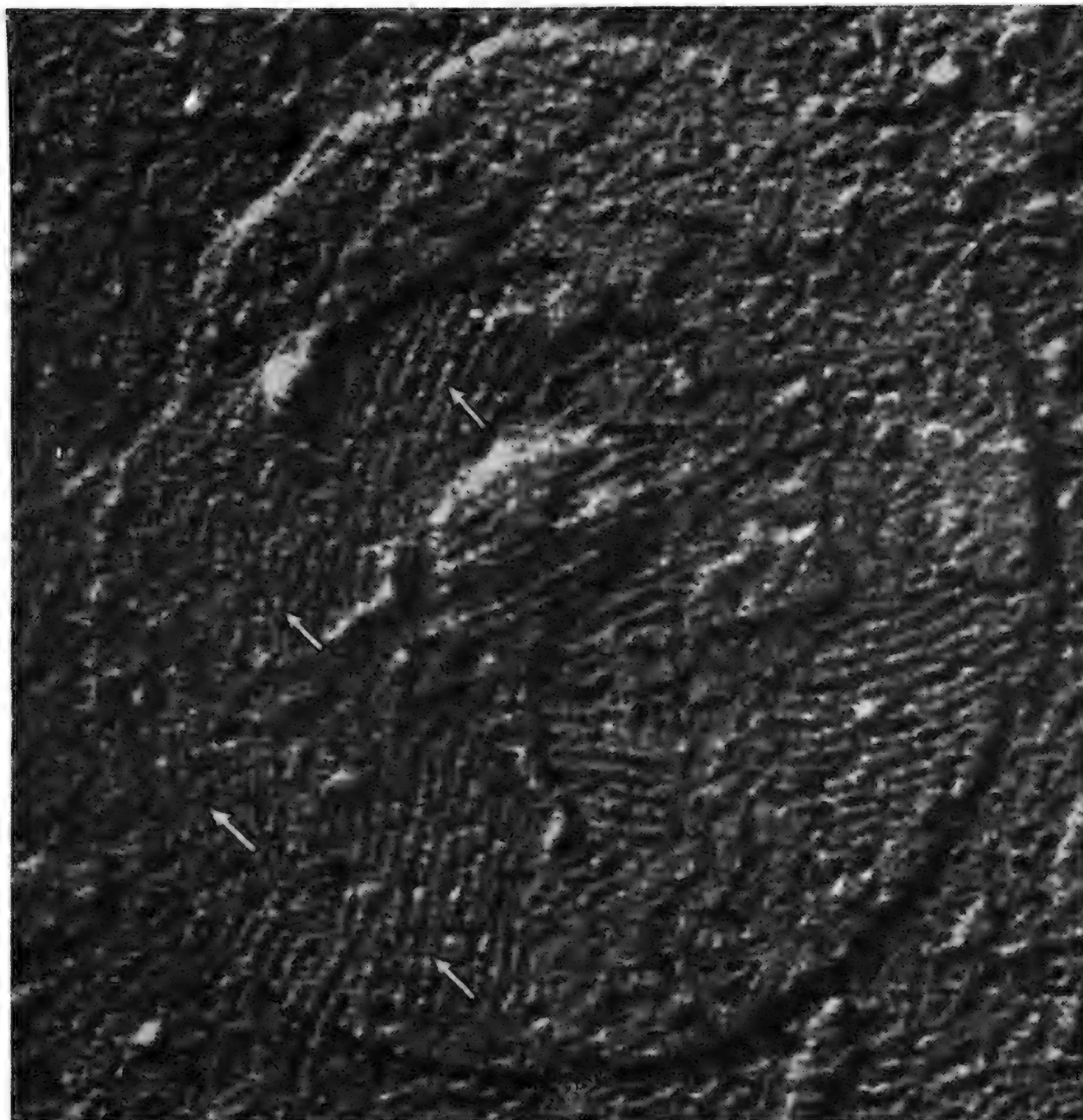


Рис. 31. Схема пластинчатого строения грани.

состоящая из одних только мембран, и *гранулярная*, или *шероховатая*, к мембранам которой прикреплено множество рибосом. *Рибосомы* — это мелкие нуклеопротеидные частицы, на которых происходит синтез белка; они могут быть прикреплены к мембранам эндоплазматической сети или свободно взвешены в основ-

ном веществе цитоплазмы. Одна и та же клетка может содержать как гранулярную, так и гладкую эндоплазматическую сеть. Функция гладкой сети неясна; возможно, что она участвует в секреторной деятельности клетки. Плотнo упакованные мембраны эндоплазматической сети иногда образуют каналы диаметром

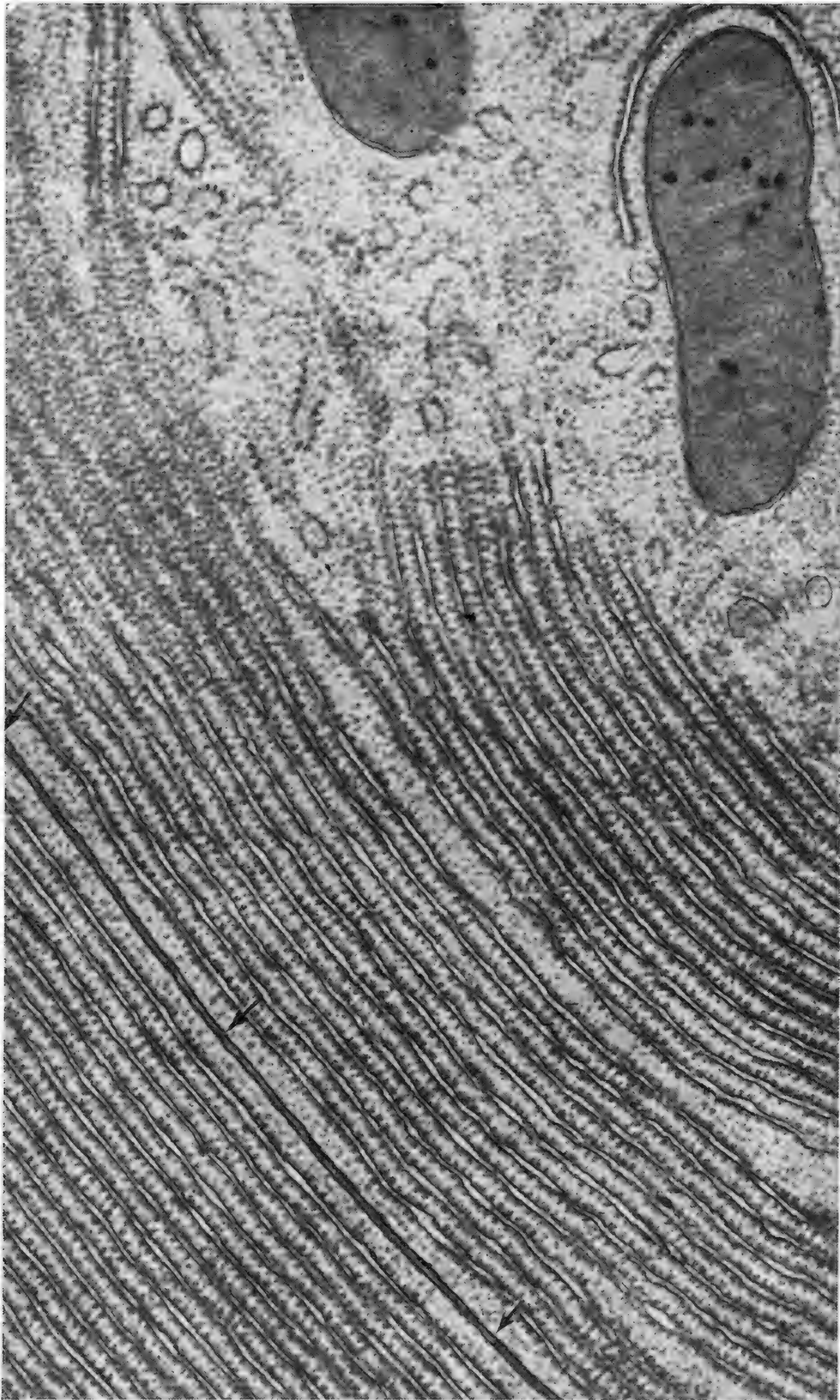


Рис. 32. Электронная микрофотография клетки из поджелудочной железы летучей мыши.

Видны плотно упакованные мембраны эндоплазматической сети. Стрелками указаны плазматические мембраны двух смежных клеток.

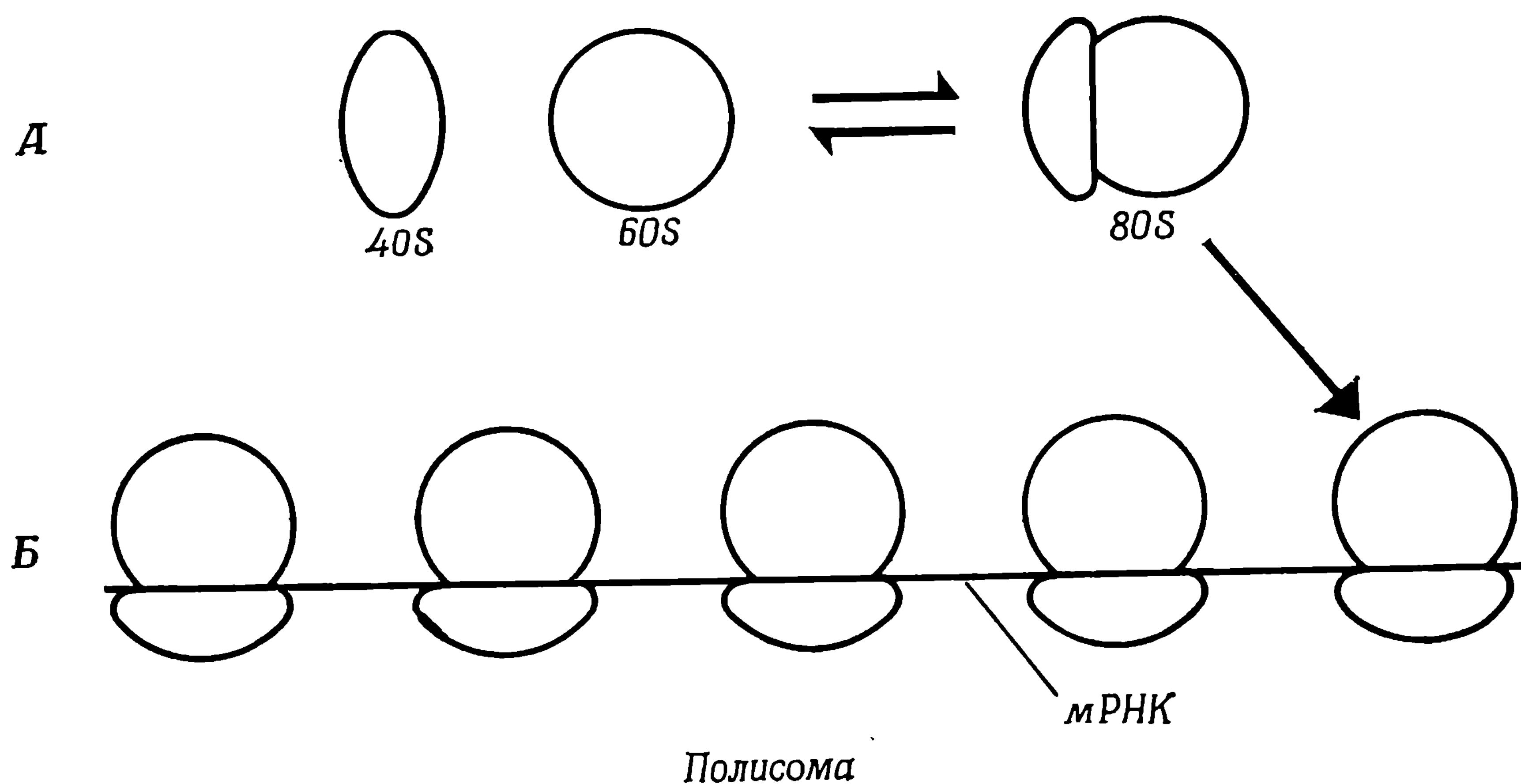


Рис. 33. Схема «сборки» рибосомы.

А. «Сборка» рибосомы (частицы 80S) из двух структурных субъединиц (40S и 60S). Б. 80S-рибосомы, прикрепившись к цепи информационной РНК, образовали полисома.

около 50—100 нм. В других частях клетки промежутки между мембранами могут быть расширены, так что получают уплощенные мешочки, называемые *цистернами*. Все эти мембраны разделяют цитоплазму на множество относительно обособленных отсеков, в которых, возможно, протекают различные химические реакции. Эндоплазматическая сеть служит также для переноса субстратов этих реакций и их продуктов через цитоплазму к наружной поверхности клетки и к ядру.

После осаждения митохондрий из гомогенизированных клеток путем дальнейшего центрифугирования можно осадить гетерогенную группу более мелких частиц, так называемых *микросом*; для этого нужна центробежная сила, примерно в 100 000 раз превышающая силу тяжести. Из этой микросомной фракции с помощью специальных методов (обработка соответствующими детергентами) можно выделить рибосомы. Изолированные рибосомы способны синтезировать белки *in vitro*, если снабдить их «инструкциями» в форме информационной РНК, набором нужных аминокислот, источником энергии, некоторыми ферментами и необходимыми транспортными РНК (гл. VII). Рибосомы вездесущи: их можно найти в бактериальных, растительных и животных клетках всех типов. Они содержат РНК и белок и состоят из двух субъединиц почти сферической формы, при соединении которых образуется активная структура, способная синтезировать белки (рис. 33). Сами рибосомы синтезируются в ядре и переходят в цитоплазму, где и выполняют свою функцию.

Во многих клетках эффективными функциональными единицами, синтезирующими белок, служат группы из 5—6 рибосом, называемые

полирибосомами, или *полисомами* (рис. 106). Принято считать, что бактериальная клетка, например клетка кишечной палочки, содержит около 6000 рибосом, а ретикулоцит кролика — около 100 000. Рибосомы всех организмов, от бактерий до млекопитающих, поразиительно однородны по величине, строению и химическому составу. Они содержат примерно равные количества белка и РНК и совсем или почти совсем не содержат липидов. Белок рибосом отличается довольно высоким содержанием основных аминокислот.

Одна из структурных субъединиц рибосомы имеет молекулярную массу около 1 300 000, а другая — около 600 000. Белковые компоненты рибосом из различных клеток удивительно сходны по аминокислотному составу; однако нуклеотидный состав рибосомной РНК у разных организмов значительно варьирует.

Помимо рибосом, участвующих в синтезе полипептидных цепей, микросомная фракция содержит ряд других, не столь характерных частиц, в которых находятся ферменты, связанные с метаболизмом других химических соединений.

Комплекс Гольджи — еще один компонент цитоплазмы, встречающийся почти во всех клетках, кроме зрелых сперматозоидов и эритроцитов, — представляет собой неупорядоченную сеть канальцев, выстланных мембранами. Обычно комплекс Гольджи расположен около ядра и окружает центриоли. Функция его еще не вполне ясна, но ему давно уже приписывают важную роль в секреции некоторых клеточных продуктов. Судя по некоторым данным, белки, синтезируемые в цистернах эндоплазматической сети, как бы расфасовываются в небольшие пакеты из ее мембран и направляются к комплек-

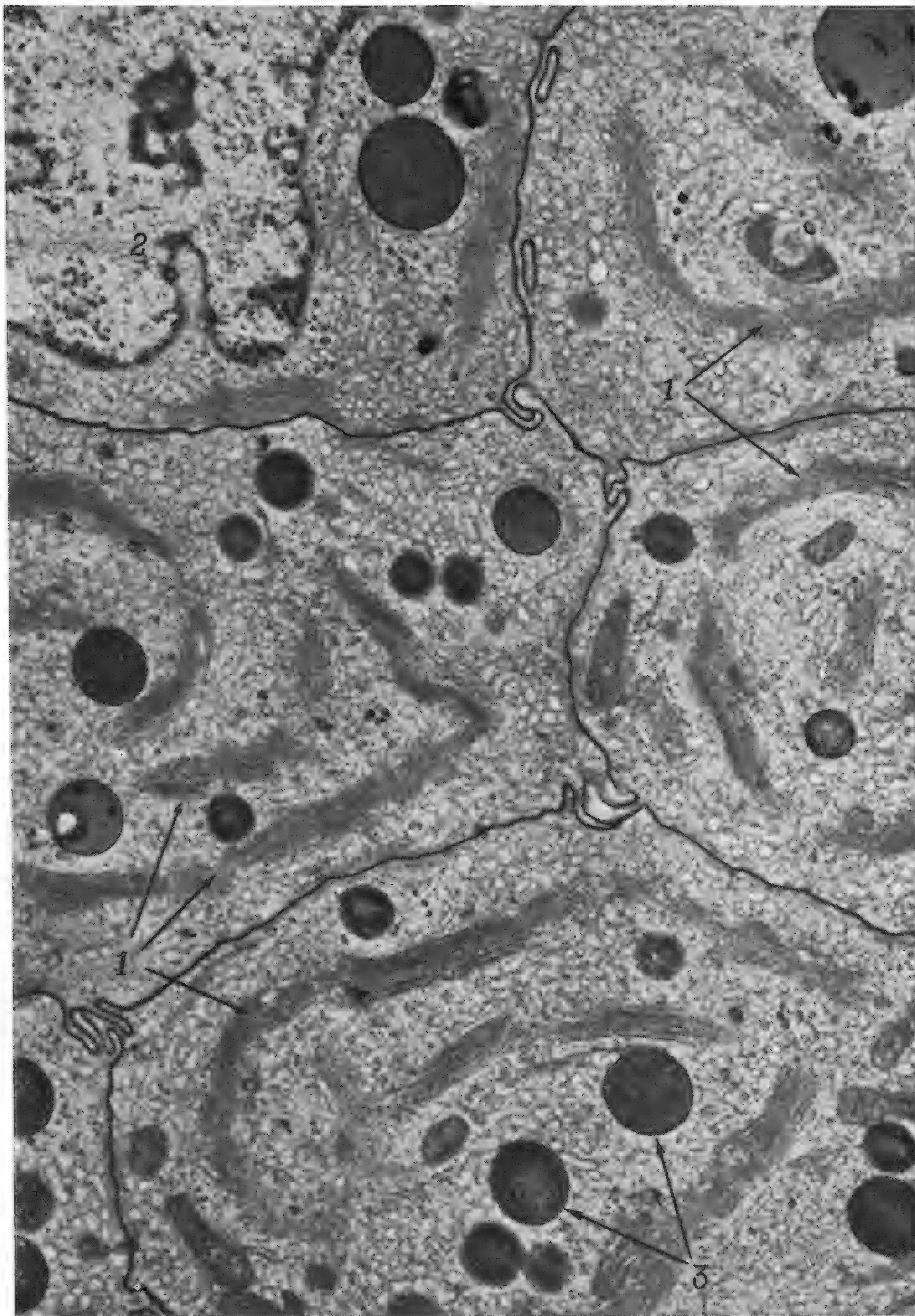


Рис. 34. Электронная микрофотография эпидермальных клеток кролика ($\times 9500$).
 1 — обширный комплекс Гольджи, состоящий из параллельно расположенных мембран; 2 — ядро;
 3 — гранулы секрета.

су Гольджи; здесь происходит переупаковка их в более крупные пузырьки, образованные из мембран этого комплекса. В этих новых «пакетах» они транспортируются к плазматической мембране, которая затем сливается с мембраной пузырька, так что, когда пузырек вскрывается, содержимое его выходит из клетки наружу. В электронном микроскопе видно, что комплекс Гольджи состоит из групп параллельно расположенных мембран, лишенных гранул; в отдельных участках промежутки между мембранами могут быть растянуты, образуя небольшие пузырьки или вакуоли, наполненные каким-то материалом (рис. 34). По мнению некоторых цитологов, комплекс Гольджи служит для временного хранения веществ, вырабатываемых

в эндоплазматической сети, а каналцы его соединены с плазматической мембраной, что облегчает секрецию этих клеточных продуктов.

Возможно, что в растительных клетках (рис. 35) комплекс Гольджи секретирует целлюлозу для клеточных стенок. Он обычно имеет вид обособленных, разбросанных по всей клетке телец, каждое из которых состоит из пачки уплощенных пузырьков, слегка растянутых по краям.

Лизосомы — группа внутриклеточных оргanelл, встречающихся в животных клетках, — сходны по величине с митохондриями, но несколько менее плотны; они представляют собой ограниченные мембраной тельца, которые содержат разнообразные ферменты, способные

Рис. 35. Электронная микрофотография части клетки *Elodea canadensis*.

1 — эндоплазматическая сеть, в которой видны многочисленные рибосомы (некоторые из них кажутся свободными); 2 — тельце Гольджи; 3 — хлоропласт; 4 — клеточная мембрана; 5 — клеточная стенка.



гидролизовать макромолекулярные компоненты клетки — белки, полисахариды и нуклеиновые кислоты. В неповрежденных клетках эти ферменты, находясь внутри лизосом, изолированы от остальной клетки, по-видимому, для того, чтобы предотвратить переваривание ими клеточного содержимого. При разрыве лизосомной мембраны они высвобождаются; этим можно, по крайней мере частично, объяснить лизис мертвых или умирающих клеток и резорбцию (рассасывание) клеток, происходящую, например, в хвосте головастика во время метаморфоза. Так как лизосомы, разрываясь, освобождают заключенные в них ферменты, способные расщеплять главные химические компоненты клетки, де Дюв назвал их «несессером самоубийцы».

Кроме этих живых элементов, цитоплазма может содержать *вакуоли* — полости, наполненные водянистой жидкостью и отделенные от остальной цитоплазмы вакуолярной мембраной. Вакуоли весьма обычны в клетках растений и низших животных, но редко встречаются в клетках высших животных. Большинство простейших (Protozoa) имеет *пищеварительные вакуоли*, которые содержат пищу, находящуюся в процессе переваривания, и *сократительные вакуоли*, «выкачивающие» из клетки избыточную воду. Наконец, цитоплазма может содержать гранулы резервного крахмала или белка, а также капельки масла.

Существует три основных структурных различия между животными и растительными клетками: 1) животные клетки в отличие от клеток высших растений имеют центриоль; 2) растительные клетки в отличие от животных клеток содержат в своей цитоплазме пластиды и 3) клетки растений обладают жесткой клеточной стенкой из целлюлозы, препятствующей изменению их положения или формы, тогда как животные клетки обычно имеют лишь тонкую плазматическую мембрану и благодаря этому способны двигаться и изменять свою форму.

Как растительные, так и животные клетки в большинстве случаев слишком малы, чтобы их можно было видеть невооруженным глазом. Их диаметр варьирует примерно от 1 до 100 мкм, а пятно диаметром 100 мкм уже находится у предела видимости. Некоторые виды амёб имеют 1—2 мм в диаметре; некоторые одноклеточные растения, например ацетабулярия, могут достигать длины 1 см и больше. К самым крупным одиночным клеткам относятся яйцеклетки рыб и птиц. Яйцеклетки крупных птиц могут достигать нескольких сантиметров в поперечнике. В курином яйце собственно клетку представляет собой только желток; белок —

это неклеточный материал, выделяемый яйцеводом курицы.

Существование предельных размеров клетки обусловлено тем обстоятельством, что с увеличением размеров шара объем его возрастает пропорционально *кубу* радиуса, а поверхность увеличивается пропорционально *квадрату* радиуса. Поскольку для клеточного метаболизма необходимы кислород и питательные вещества, которые могут проникать в клетку только через ее поверхность, ясно, что величина клетки должна иметь известный предел, по достижении которого поверхность оказывается недостаточной для обеспечения метаболической активности протоплазмы. В каждом конкретном случае эта предельная величина зависит от формы клетки и от интенсивности ее метаболизма. Достигнув этой величины, клетка должна либо прекратить рост, либоделиться.

30. ТКАНИ

Одна из основных тенденций в эволюции как растений, так и животных состояла в специализации клеток организма и в «разделении труда» между ними. Клетки, из которых состоит дерево или организм человека, не одинаковы; все они специализированы для выполнения определенных функций. Эта специализация позволяет клеткам функционировать более эффективно, но увеличивает зависимость одних частей тела от других: повреждение или разрушение одной части может привести к гибели всего организма. Преимущества специализации, однако, очевидны и с избытком компенсируют ее отрицательные стороны. В самом деле, трудно представить себе, как вообще могло бы существовать крупное наземное растение или животное без такой специализации.

Ткань можно определить как группу или слой сходным образом специализированных клеток, которые выполняют ту или иную специальную функцию. Наука о строении и взаиморасположении тканей называется *гистологией*. Каждая ткань построена из клеток, обладающих характерными размерами, формой и расположением. Ткани могут состоять не только из живых клеток; соединительная ткань и кровь, например, содержат неживой материал, находящийся между клетками.

31. ТКАНИ ЖИВОТНЫХ

Биологи несколько расходятся во мнениях по вопросу о том, как следует классифицировать различные типы тканей и сколько вообще существует таких типов. Мы будем различать

шесть типов животных тканей: эпителиальную, соединительную, мышечную, кровь, нервную и репродуктивную.

Эпителиальная ткань. Эта ткань состоит из клеток, которые образуют наружные покровы тела или выстилают его внутренние полости. Эпителиальная ткань может выполнять функции защиты, всасывания, секреции и восприятия раздражений (или одновременно несколько из этих функций). Эпителий защищает нижележащие клетки от механического повреждения, от вредных химических веществ и бактерий и от высыхания. Через клетки кишечного эпителия происходит всасывание пищи и воды. Другие эпителиальные ткани служат для выделения самых разнообразных веществ; некоторые из этих веществ представляют собой ненужные продукты обмена, а другие используются организмом. Наконец, поскольку тело сплошь покрыто эпителием, очевидно, что любое раздражение, чтобы быть воспринятым, должно пройти через эпителий. К эпителиальным тканям относятся, например, наружный слой кожи и ткани, выстилающие пищеварительный тракт, трахею, почечные канальцы. Эпителиальные ткани делятся на шесть подгрупп в зависимости от формы и функции их клеток.

Плоский эпителий состоит из уплощенных клеток, имеющих форму многоугольников (рис. 36, А). Он образует поверхностный слой кожи и выстилку ротовой полости, пищевода и влагалища. У человека и высших животных плоский эпителий обычно состоит из нескольких слоев плоских клеток, накладывающихся друг на друга; такая ткань называется многослойным плоским эпителием.

Кубический эпителий состоит из кубовидных клеток (рис. 36, Б). Он выстилает почечные канальцы.

Клетки **цилиндрического эпителия** имеют продолговатую форму и напоминают столбики или колонны; ядро обычно расположено ближе к основанию клетки (рис. 36, В). Цилиндрическим эпителием выстланы желудок и кишечник.

Ресничный эпителий показан на рис. 36, Г. Цилиндрические клетки могут иметь на своей свободной поверхности мельчайшие протоплазматические отростки, называемые *ресничками*, ритмическое биение которых продвигает находящийся у поверхности клеток материал в одном направлении. Большая часть дыхательных путей выстлана цилиндрическим ресничным эпителием, реснички которого служат для удаления частиц пыли и другого постороннего материала.

Чувствительный (сенсорный) эпителий содержит клетки, специализированные для вос-

приятия раздражений (рис. 36, Д). Примером может служить выстилка носовой полости — *обонятельный эпителий*, с помощью которого воспринимаются запахи.

Клетки **железистого эпителия** (рис. 36, Е) специализированы для секреции различных веществ, например молока, ушной серы или пота. Они имеют цилиндрическую или кубическую форму.

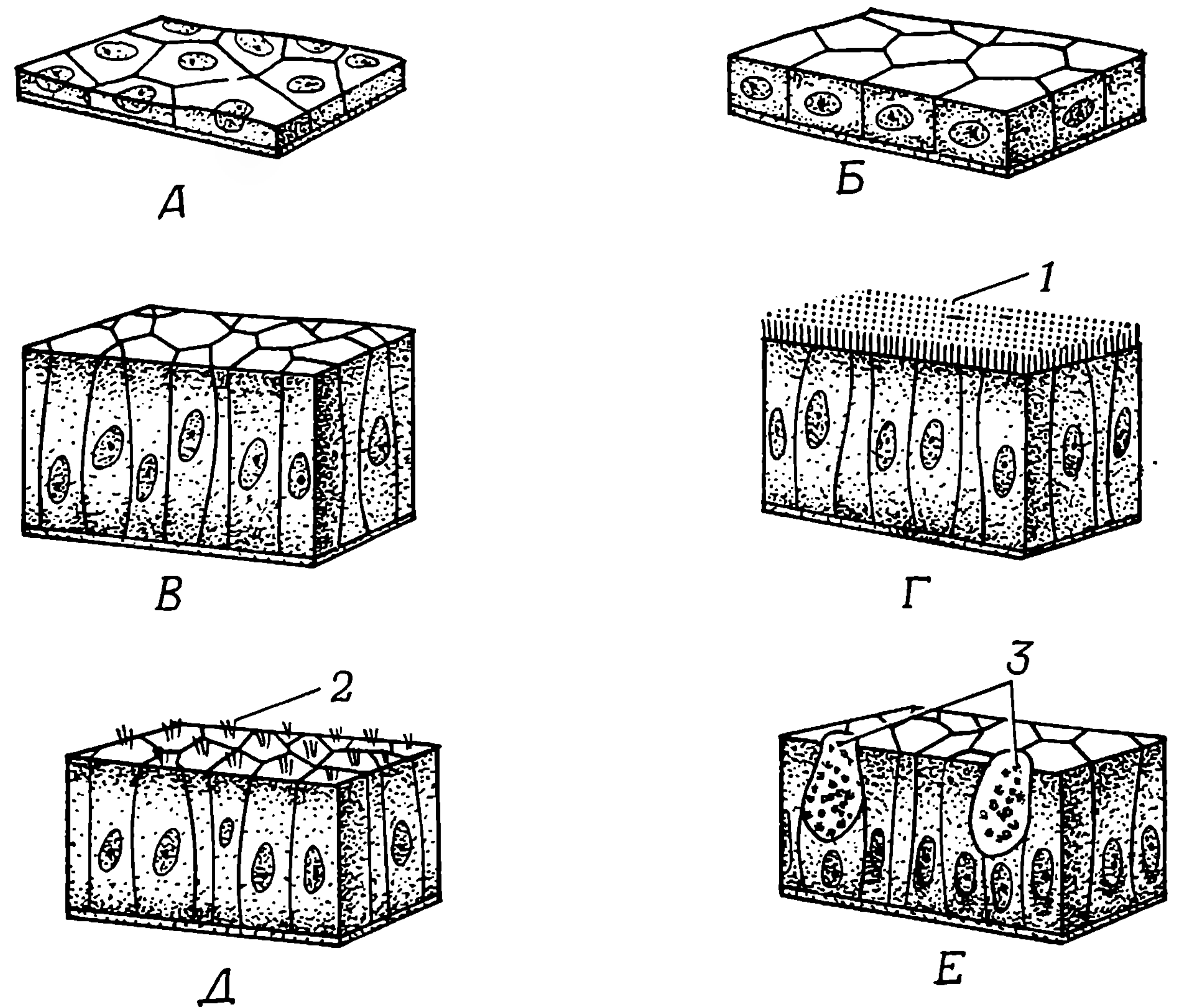


Рис. 36. Типы эпителиальной ткани.

А. Плоский эпителий. Б. Кубический эпителий. В. Цилиндрический эпителий. Г. Ресничный (мерцательный) столбчатый эпителий. Д. Сенсорный эпителий (клетки из выстилки носовой полости). Е. Железистый эпителий; показаны две одноклеточные железы (бокаловидные клетки) в эпителии кишечника. 1 — реснички; 2 — чувствительные волоски; 3 — бокаловидные клетки.

Соединительные ткани. Этот тип ткани, к которому относятся костная ткань, хрящ, сухожилия, связки и волокнистая соединительная ткань, поддерживает и соединяет между собой все остальные клетки тела. Для всех этих тканей характерно наличие большого количества неживого материала, который выделяют их клетки. Это так называемое *основное вещество*. Природа и функция соединительной ткани того или иного типа в значительной степени зависит от характера этого межклеточного основного вещества. Таким образом, клетки выполняют свои функции косвенным путем, выделяя основное вещество, которое и служит собственно связующим и опорным материалом.

В *волокнистой соединительной ткани* основное вещество представляет собой густую, беспорядочно и плотно переплетенную сеть волокон, которые окружают соединительнотканые клетки и состоят из материала, выделяемого этими клетками (рис. 37, А). Такая ткань встречается

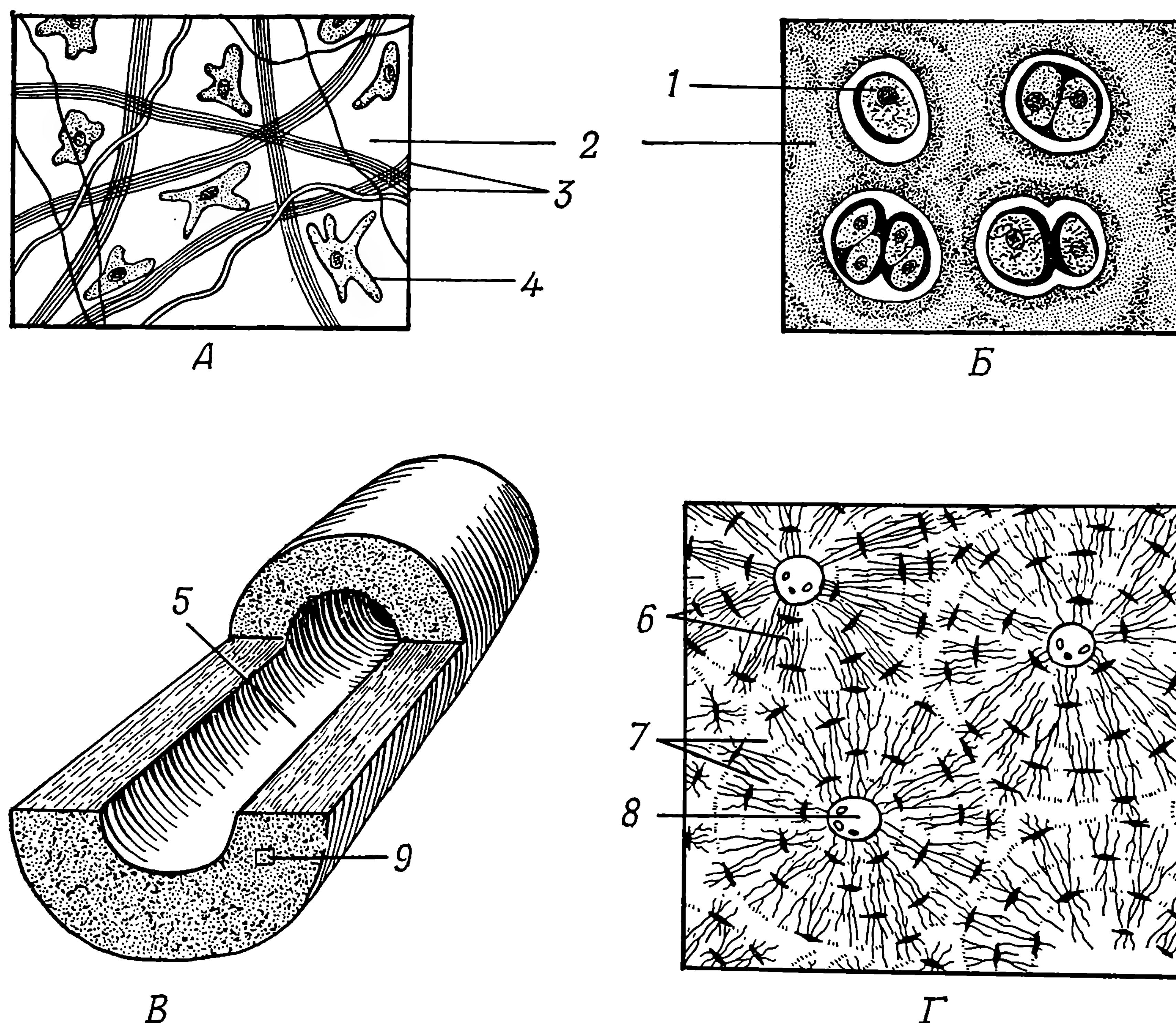


Рис. 37. Типы соединительной ткани.

А. Волокнистая соединительная ткань. Б. Хрящ. В. Кость (часть выпилена, чтобы показать костномозговую полость). Г. Микроскопическая структура кости.

1 — хрящевые клетки; 2 — основное вещество; 3 — волокна; 4 — соединительнотканые клетки; 5 — костномозговая полость; 6 — костные клетки; 7 — concentric plates; 8 — гаверсов канал; 9 — участок, представленный в увеличенном виде на фиг. Г.

в организме повсюду: она связывает кожу с мышцами, удерживает в надлежащем положении железы и соединяет многие другие образования. Специализированными видами волокнистой соединительной ткани являются сухожилия и связки. *Сухожилия* — не эластичные, но гибкие тяжи, прикрепляющие мышцы к костям. *Связки* обладают некоторой упругостью и соединяют между собой кости. Особенно густое сплетение соединительнотканых волокон находится под самой кожей (именно этот слой после химической обработки — дубления — превращается в выделанную кожу).

Волокна соединительной ткани содержат белок, который называется *коллагеном* (рис. 38). При обработке этих волокон горячей водой коллаген превращается в растворимый белок — *желатину*. Коллаген и желатина имеют почти одинаковый аминокислотный состав. Макромолекулы коллагена, образующие волокна, представляют собой спиральные структуры из трех пептидных цепей, соединенных между собой водородными связями. Поскольку в организме человека очень много соединительной ткани, коллаген составляет в нем около трети всех белков.

Опорный скелет позвоночных состоит из *хряща* или *кости*. У зародышей всех позвоноч-

ных скелет образован из хряща, но у всех взрослых форм, за исключением акул и скатов, хрящевой скелет в основном замещается костным. У человека хрящи можно прощупать в ушной раковине и в кончике носа. Хрящ тверд, но обладает упругостью. Хрящевые клетки выделяют вокруг себя плотное, упругое основное вещество, образующее сплошной однородный межклеточный материал, среди которого в небольших полостях поодиночке или группами (по 2 или по 4) лежат сами клетки (рис. 37, Б). Эти заключенные в основное вещество клетки остаются живыми; некоторые из них выделяют волокна, которые включаются в основное вещество и укрепляют его.

Костные клетки также остаются живыми и выделяют основное вещество кости в течение всей жизни человека. Основное вещество кости содержит соли кальция (в виде гидроксилапата) и белки, главным образом коллаген. Соли кальция обеспечивают кости твердость, а коллаген препятствует ломкости; таким образом кость приобретает прочность, позволяющую ей выполнять опорные функции. На вид кость кажется сплошной, но в действительности это не так. У большинства костей в середине не имеется обширная *костномозговая полость* (рис. 37, В), в которой может находиться

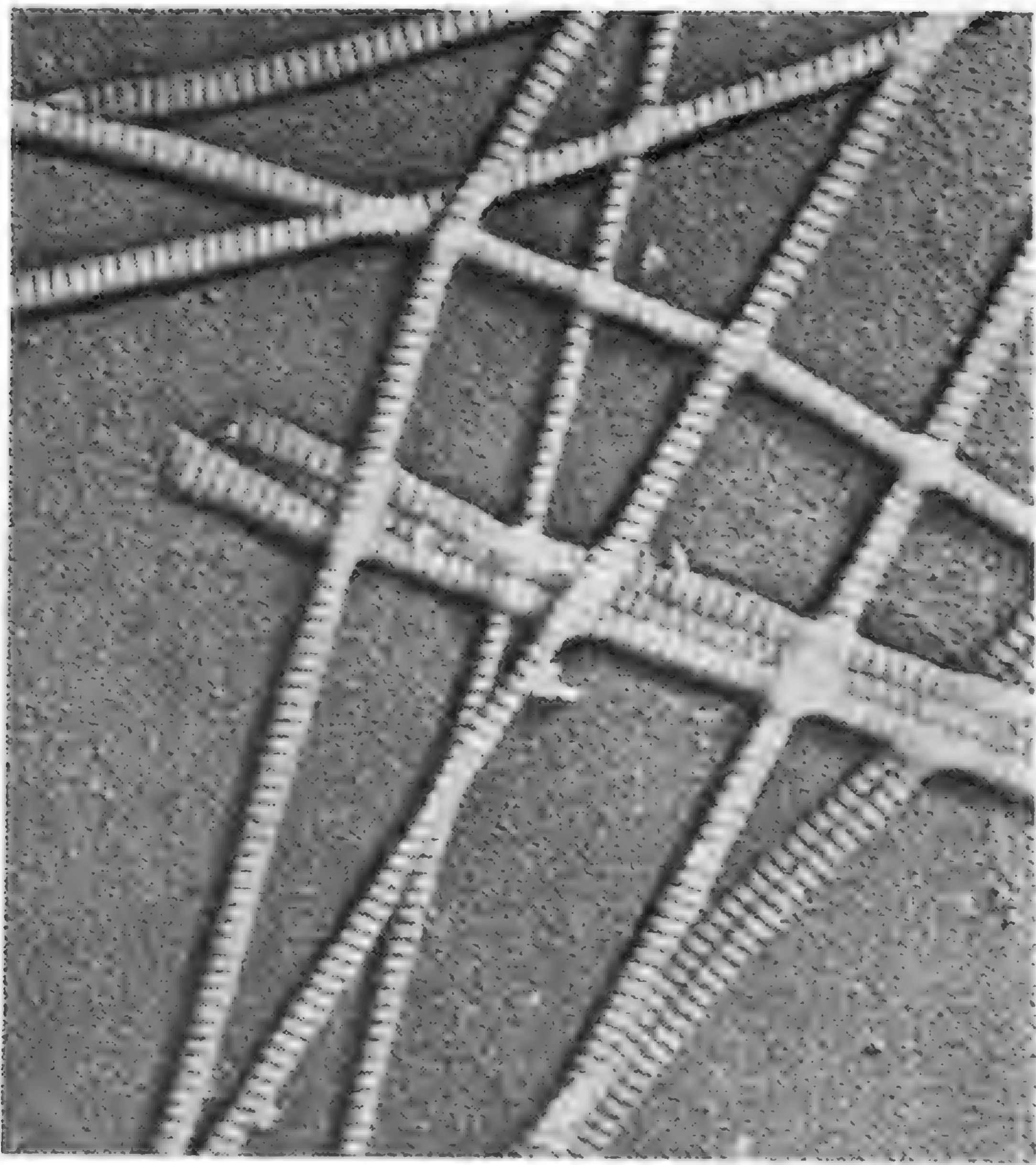


Рис. 38. Электронная микрофотография волокон коллагена из кожи телянка ($\times 33\,000$).

Поперечная исчерченность волокна указывает на периодичность в расположении структурных единиц.

желтый костный мозг, состоящий главным образом из жира, или красный костный мозг — ткань, образующая эритроциты и некоторые виды лейкоцитов.

В основном веществе кости имеются каналы (*гаверсовы каналы*), по которым проходят кровеносные сосуды и нервы, снабжающие костные клетки кровью и регулирующие их деятельность. Основное вещество отлагается в виде концентрических колец (*костных пластинок*), образующих стенки каналов, а клетки оказываются замурованными в полостях, имеющих в основном веществе (рис. 37, Г). Костные клетки связаны между собой и с гаверсовыми каналами своими протоплазматическими отростками, лежащими в тончайших канальцах в основном веществе. Через эти канальцы костные клетки получают кислород и различные необходимые им вещества и освобождаются от продуктов обмена. В костной ткани есть также клетки, разрушающие эту ткань, так что кости постепенно изменяют свою форму под влиянием испытываемых ими нагрузок и напряжений.

Мышечная ткань. Движения большинства животных обусловлены сокращением вытянутых, цилиндрических или веретенообразных клеток, каждая из которых содержит большое число тонких продольных, параллельно расположенных сократимых волокон, называемых

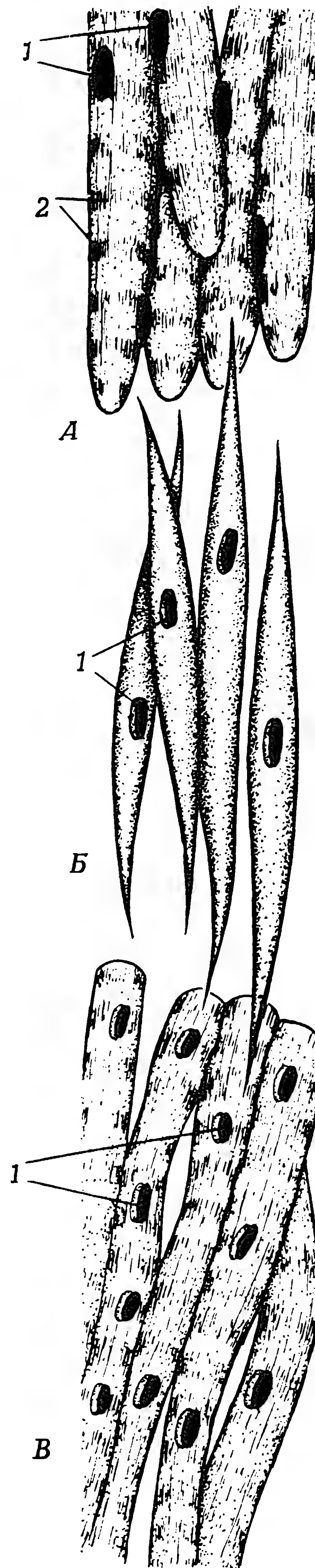


Рис. 39. Типы мышечной ткани.

А. Поперечнополосатые мышечные волокна. Б. Гладкие мышечные волокна. В. Волокна сердечной мышцы.
1 — ядра; 2 — поперечная полосатость.

миофибриллами. Сокращаясь, т. е. укорачиваясь и утолщаясь, мышечные клетки производят механическую работу; они могут только тянуть, но не толкать. В организме человека есть мышечная ткань трех типов: поперечнополосатые мышцы, гладкие мышцы и сердечная мышца (рис. 39). Сердечная мышца образует стенку сердца, гладкие мышцы находятся в стенках пищеварительного тракта и некоторых других внутренних органов, а поперечнополосатые мышцы образуют большие массы мышечной ткани, прикрепленной к костям. Волокна поперечнополосатых и сердечной мышц обладают характерной особенностью: в отличие от всех остальных клеток, имеющих только по одному ядру, каждое их волокно содержит по многу ядер. Кроме того, в поперечнополосатых волокнах ядра занимают необычное положение: они лежат на периферии, под самой клеточной мембраной; по-видимому, это имеет значение для увеличения силы сокращения. Эти волокна достигают необычайной для клеток длины — до 2 и даже 3 см. Некоторые исследователи полагают, что мышечные волокна тянутся от одного конца мышцы до другого.

Под микроскопом в волокнах поперечнополосатых и сердечной мышц можно видеть чередование светлых и темных поперечных полос, поэтому их и называют *поперечнополосатыми*. Эти полосы, очевидно, имеют отношение к механизму сокращения, так как при сокращении их относительная ширина изменяется: темные полосы практически не изменяются, а светлые становятся уже. Поперечнополосатые мышцы иногда называют *произвольной* мускулатурой, так как их движением мы можем управлять. Сердечная и гладкая мускулатура называется

непроизвольной, так как человек не может управлять их функцией. В табл. 1 суммированы особенности, которыми различаются между собой три типа мышечной ткани.

Кровь. Кровь состоит из *эритроцитов* и *лейкоцитов* (красные и белые кровяные тельца) и жидкой неклеточной части — *плазмы*. Многие биологи относят кровь к соединительной ткани, так как обе эти ткани образуются из сходных клеток.

Эритроциты позвоночных животных содержат *гемоглобин* — пигмент, способный легко присоединять и отдавать кислород. Соединяясь с кислородом, гемоглобин образует комплекс *оксигемоглобин*, который может легко освобождать кислород, доставляя его таким образом всем клеткам тела. Эритроциты млекопитающих имеют форму уплощенных двояковогнутых дисков и не содержат ядра; у других позвоночных эритроциты больше похожи на клетки; они имеют овальную форму и содержат ядро.

Существует пять типов *лейкоцитов* — лимфоциты, моноциты, нейтрофилы, эозинофилы и базофилы (рис. 40). Лейкоциты не содержат гемоглобина, они очень подвижны и могут легко захватывать бактерий. Они способны выходить сквозь стенки кровеносных сосудов в ткани, уничтожая находящиеся там бактерии. Жидкая часть крови, *плазма*, переносит разнообразные вещества из одних частей тела в другие. Одни вещества переносятся в растворенном состоянии, другие могут быть связаны каким-либо из белков плазмы. У некоторых беспозвоночных пигмент, переносящий кислород, находится не внутри клеток, а растворен в плазме, окрашивая ее в красноватый или голубова-

ТАБЛИЦА 1
Сравнение различных типов мышечной ткани

Признаки	Поперечнополосатая	Гладкая	Сердечная
Местонахождение	Прикреплены к костям	Стенки внутренних органов — желудка, кишечника и т. п.	Стенка сердца
Форма волокна	Вытянутая, цилиндрическая, с тупыми концами	Вытянутая, веретеновидная, с заостренными концами	Вытянутая, цилиндрическая; волокна разветвляются и сливаются друг с другом
Число ядер в волокне	Много	Одно	Много
Положение ядер	Периферическое	Центральное	Центральное
Поперечная полосатость	Имеется	Отсутствует	Имеется
Скорость сокращения	Большая	Малая	Промежуточная
Способность оставаться в сокращенном состоянии	Малая	Большая	Промежуточная
Регуляция сокращений	Произвольная	Непроизвольная	Непроизвольная

Рис. 40. Различные клетки крови.

А. Базофил. Б. Эозинофил. В. Нейтрофил. Г. Эритроцит. Д — З. Различные лимфоциты. И и К. Моноциты.

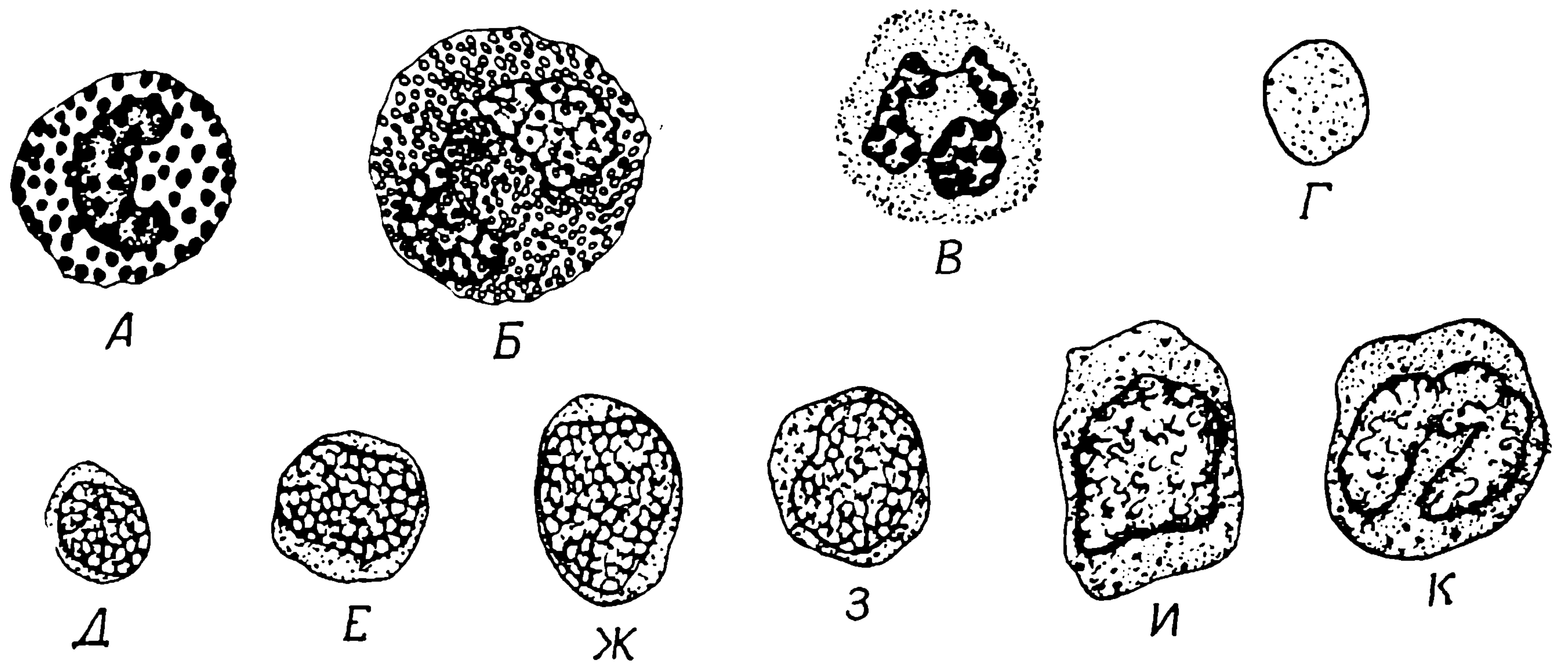
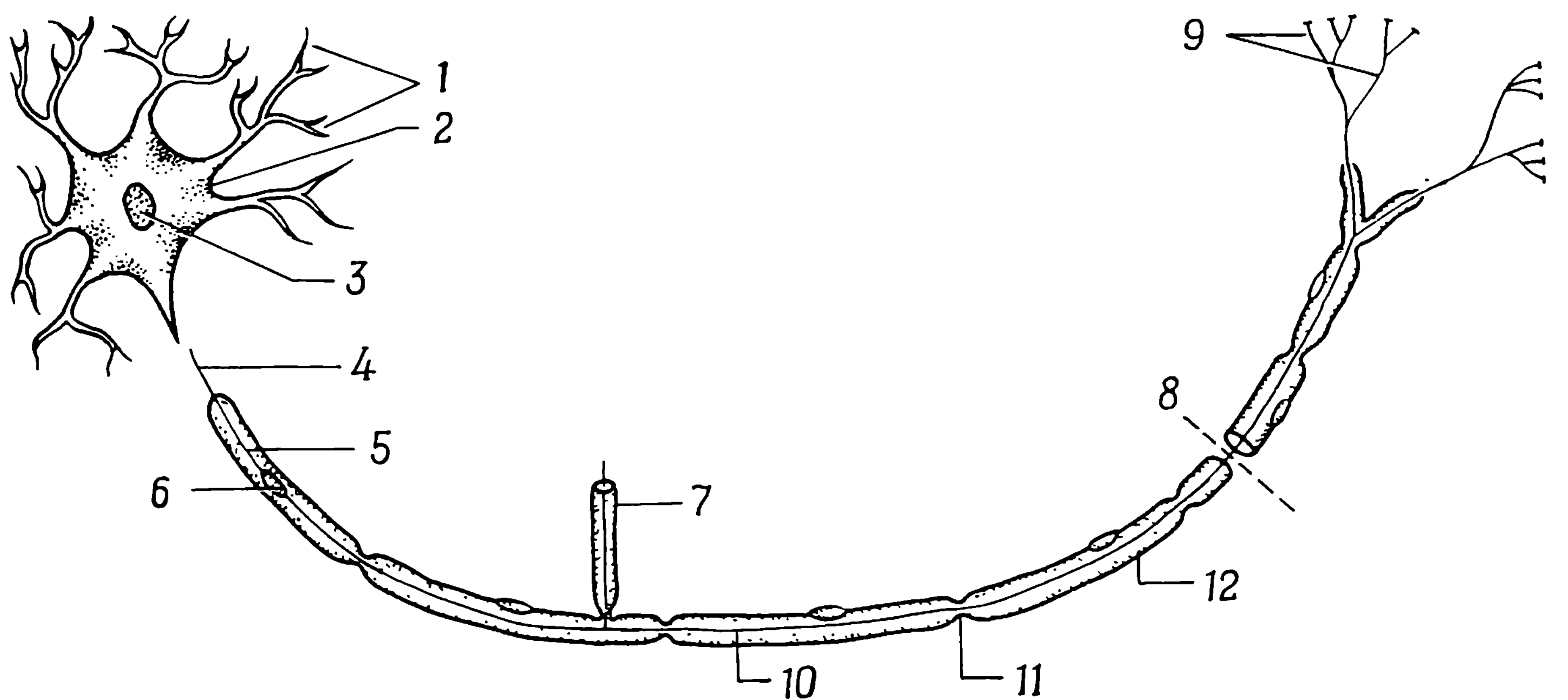


Рис. 41. Схема строения нейрона.

1 — дендриты; 2 — тело клетки; 3 — клеточное ядро; 4 — обнаженный участок аксона; 5 — неврилема; 6 — ядро неврилеммы; 7 — коллатераль; 8 — часть аксона вырезана; 9 — концевые разветвления; 10 — аксон; 11 — перехват Ранвье; 12 — миелиновая оболочка.



тый цвет. *Кровяные пластинки (тромбоциты)* представляют собой фрагменты особых крупных клеток находящихся в костном мозге; они участвуют в процессе свертывания крови.

Нервная ткань. Нервная ткань состоит из клеток, специализированных для проведения электрохимических импульсов и называемых *нейронами*. Каждый нейрон имеет *тело* — расширенную часть, содержащую ядро, — и два или большее число тонких нитевидных *отростков*, отходящих от тела клетки (рис. 41). Отростки состоят из цитоплазмы и покрыты клеточной мембраной; толщина их варьирует в пределах от нескольких микрометров до 30—40 мкм, а длина — от 1 или 2 мм до метра и более. Нервные волокна, идущие от спинного мозга к руке или ноге, могут достигать 1 м в длину. Нейроны связаны между собой в цепи для передачи в организме импульсов на большие расстояния.

В зависимости от направления, в котором отростки в нормальных условиях проводят нервный импульс, они делятся на два типа: *аксоны* и *дендриты*. Аксоны проводят импульсы от тела клетки к периферии, а дендриты —

по направлению к телу клетки. Соединение между аксоном одного нейрона и дендритом следующего называется *синапсом*. В синапсе аксон и дендрит фактически не соприкасаются, между ними остается небольшой промежуток. Импульс может проходить через синапс только с аксона на дендрит, так что синапс служит как бы клапаном, препятствующим проведению импульсов в обратном направлении. Нейроны имеют весьма различные размеры и форму, но все они построены по одному основному плану.

Репродуктивная ткань. Эта ткань состоит из клеток, служащих для размножения, а именно из *яйцеклеток* у особей женского пола и *сперматозоидов*, или *спермиев*, у особей мужского пола (рис. 42). Яйцеклетки обычно имеют шаровидную или овальную форму и неподвижны. У большинства животных, за исключением высших млекопитающих, цитоплазма яйца содержит большое количество *желтка*, который служит для питания развивающегося организма с момента оплодотворения и до тех пор, пока он не становится способным добывать пищу каким-нибудь другим способом. Сперматозои-

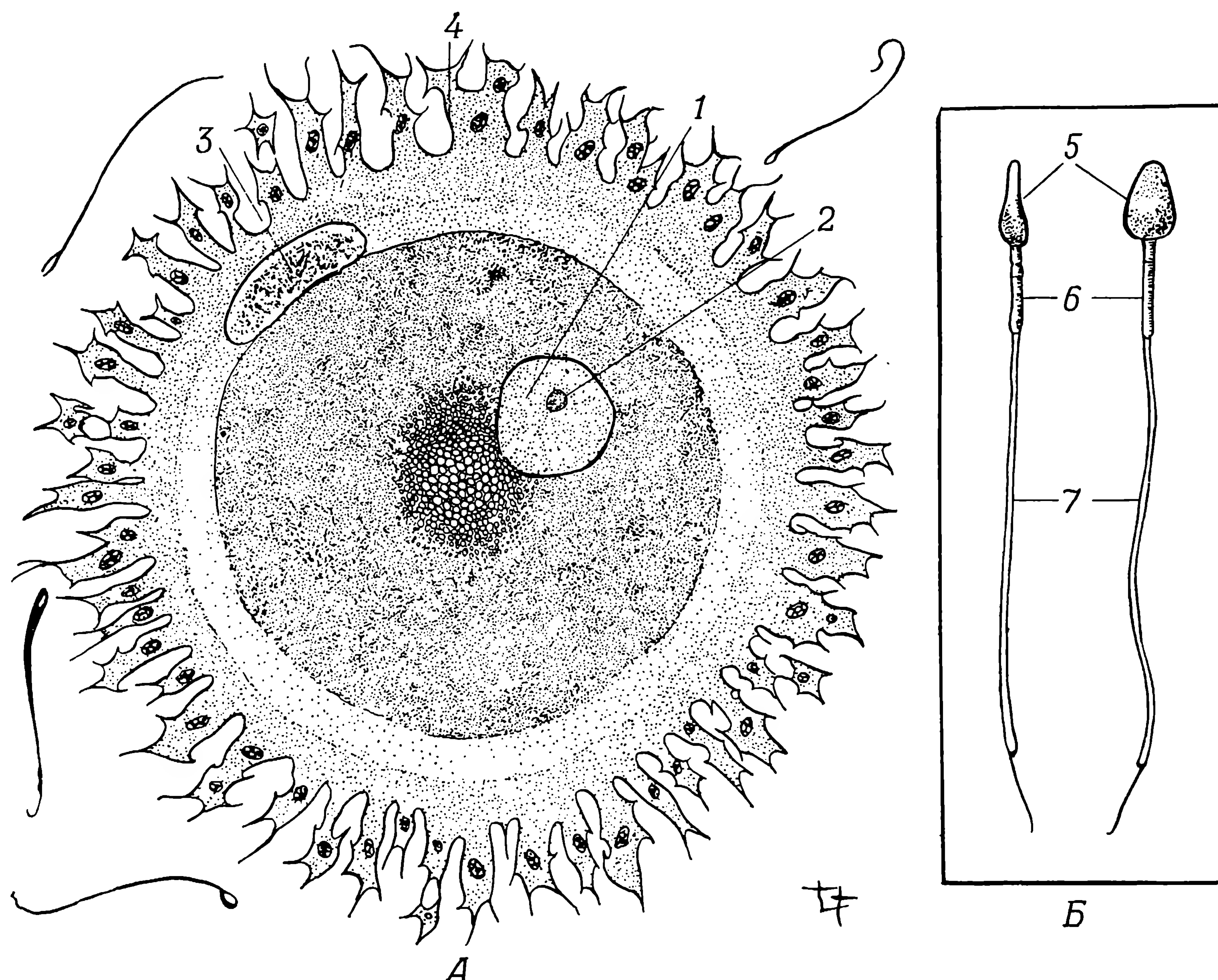


Рис. 42. Половые клетки человека.

А. Яйцеклетка и сперматозоиды ($\times 400$). Б. Сперматозоид; вид «сбоку» и «сверху» ($\times 2000$).

1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — полярное тельце; 4 — corona radiata; 5 — головка; 6 — шейка; 7 — хвост.

ды гораздо мельче яйцеклеток; они утратили большую часть цитоплазмы и приобрели хвост, при помощи которого они двигаются. Типичный сперматозоид состоит из *головки* (в которой находится ядро), *шейки* и *хвоста*. Форма сперматозоидов у разных животных различна (рис. 127). Поскольку яйцеклетки и сперматозоиды развиваются из ткани яичников и семенников, имеющей эктодермальное происхождение, некоторые биологи относят их к эпителиальным тканям.

32. ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Клетки высших растений тоже дифференцированы и организованы в ткани. Ботаники различают четыре главных типа ткани: меристематическую, защитную, основную и проводящую.

Меристематическая ткань. Меристематические ткани состоят из мелких клеток с тонкими стенками и крупными ядрами; вакуолей в этих клетках мало или нет вовсе (рис. 43). Основной функцией клеток меристемы является рост; эти клетки делятся, дифференцируются и дают начало тканям всех других типов. Зародыш,

из которого развивается растение, целиком состоит из меристемы; по мере развития большая часть меристемы дифференцируется в другие ткани, но даже в старом дереве есть участки меристемы, обеспечивающие дальнейший рост. Меристематические ткани мы находим в быстро растущих частях растения: в кончиках корней и стеблей и в *камбии*. Меристема в кончике корня или стебля, называемая *верхушечной меристемой*, осуществляет рост этих частей в длину, а меристема камбия, называемая *боковой меристемой*, делает возможным увеличение толщины стебля или корня.

Защитная ткань. Защитные ткани состоят из толстостенных клеток, предохраняющих лежащие глубже тонкостенные клетки от высыхания и механических повреждений. К защитным тканям относятся, например, эпидермис листьев и пробковые слои ствола и корней. Эпидермис листа выделяет воскообразный водонепроницаемый материал, называемый *кутином*, который препятствует потере воды с поверхности листа.

На поверхности листьев имеются *замыкающие клетки* — специализированные эпидермальные клетки, расположенные по две около каждого

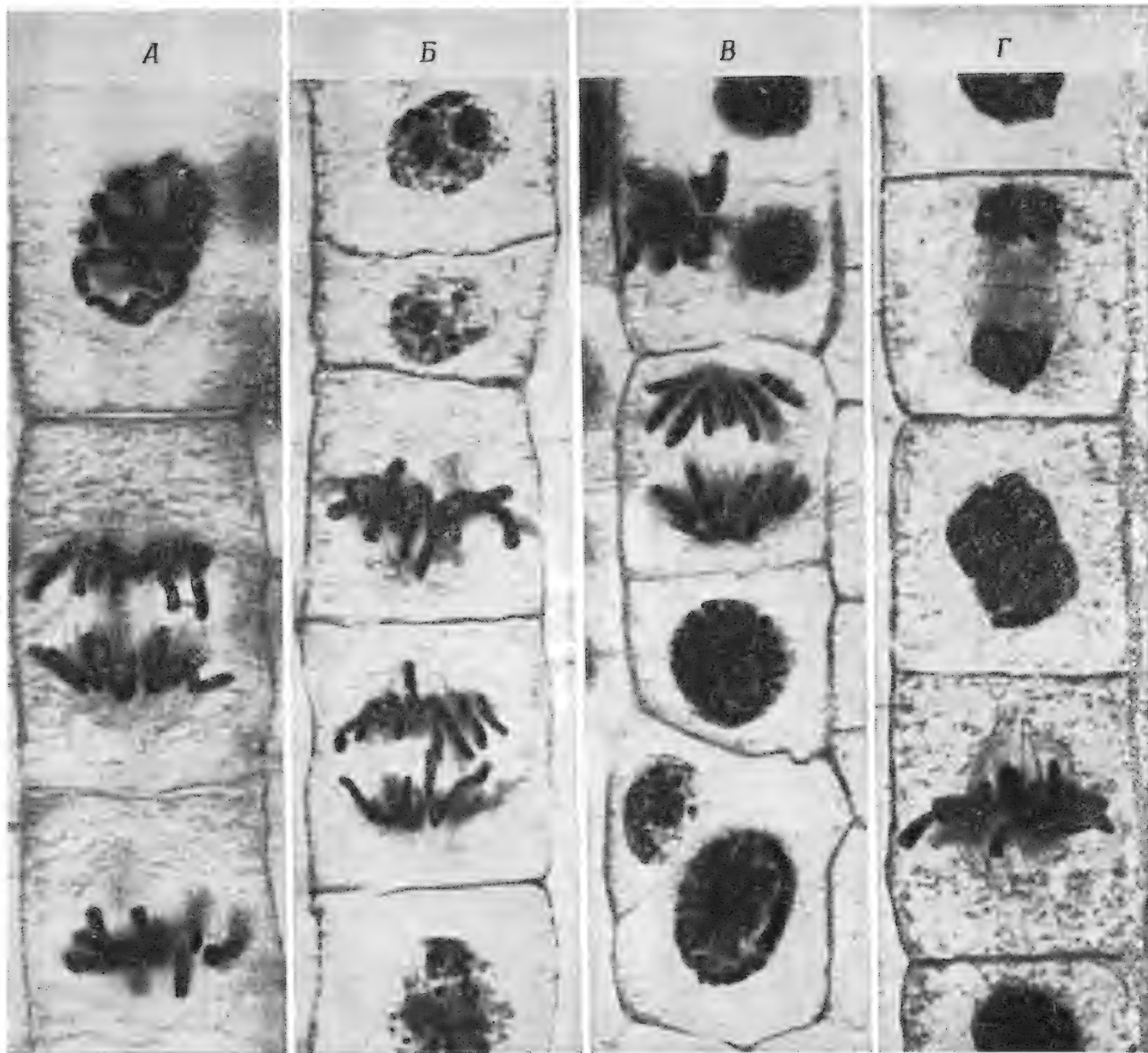


Рис. 43. Микрофотографии клеток меристемы из кончика корешка лука.

Видны разные стадии митотического деления. Обратите внимание на характерные тонкие стенки, крупные ядра и отсутствие вакуолей.

А. Профаза и анафаза. Б. Метафаза и анафаза. В. Поздняя анафаза. Г. Телофаза.

из *устьиц* — крошечных отверстий, ведущих внутрь листа. Тургорное давление в замыкающих клетках регулирует величину устьичных щелей, а тем самым и скорость прохождения через них кислорода, двуокиси углерода и водяных паров.

Некоторые из эпидермальных клеток корня имеют выросты, называемые *корневыми волосками*; эти выросты увеличивают поверхность, всасывающую воду и растворенные минеральные вещества из почвы. Стебли и корни покрыты

слоями *пробковых клеток*, образуемых особым *пробковым камбием*. Пробковые клетки очень плотно «упакованы», и стенки их содержат другое водонепроницаемое вещество — *суберин*. Суберин препятствует проникновению воды в пробковые клетки; поэтому они живут недолго, и зрелая пробковая ткань состоит из мертвых клеток.

Основная ткань. Эта ткань образует главную массу тела растения: мягкие части листа, цветков и плодов, кору и сердцевину стеблей и кор-

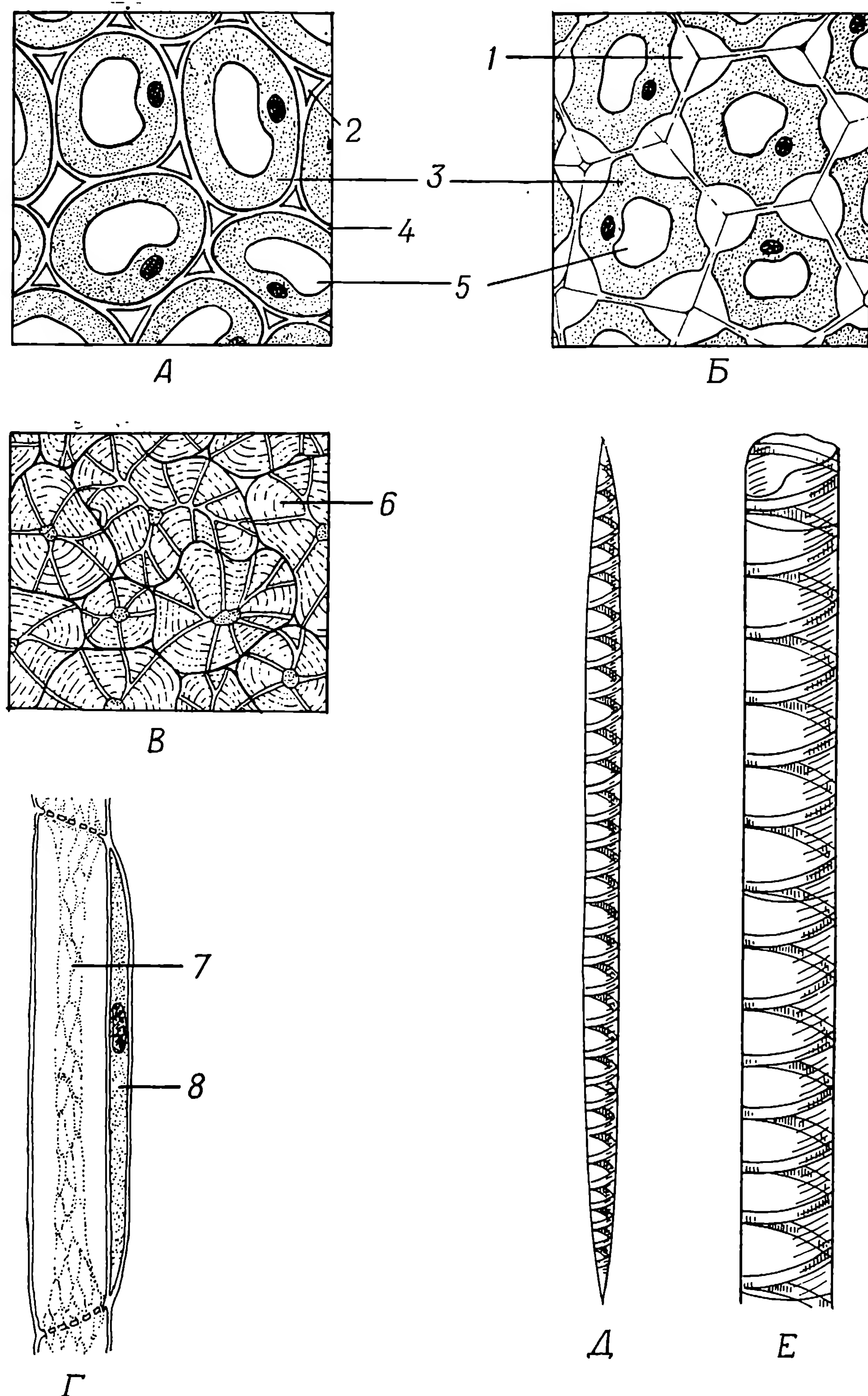


Рис. 44. Некоторые типы растительных тканей.

А. Паренхима. Б. Колленхима. В. Склеренхима. Г. Ситовидная трубка флоэмы и клетка-спутник. Д. Трахеида. Е. Сосуд. 1 — клеточная стенка, утолщенная по углам; 2 — межклеточное пространство; 3 — цитоплазма; 4 — клеточная стенка; 5 — вакуоль; 6 — равномерно утолщенные клеточные стенки; 7 — протоплазма ситовидной трубки; 8 — клетка-спутник.

ней. Главные функции этой ткани — выработка и накопление питательных веществ. Самый простой тип основной ткани — *паренхима* (рис. 44, А), состоящая из тонкостенных клеток с тонким слоем протоплазмы, окружающим центральную вакуоль. *Хлоренхима* — видоизмененная паренхима, содержащая *хлоропласты*, в которых происходит фотосинтез. Клетки хлоренхимы расположены рыхло и образуют большую часть внутренней ткани листьев и некоторых стеблей. Они характеризуются тонкими клеточными стенками, крупными вакуолями и наличием хлоропластов.

В некоторых основных тканях углы клеточных стенок утолщены, чтобы обеспечить растению опору. Такая ткань, называемая *колленхимой* (рис. 44, Б), встречается в стеблях и черешках листьев под самым эпидермисом. В другой ткани — *склеренхиме* (рис. 44, В) — сильно утолщена вся клеточная стенка; склеренхимные клетки, обеспечивающие механическую прочность, можно найти в стеблях и корнях многих растений. Иногда они имеют форму длинных тонких волокон. Веретенообразные склеренхимные клетки, называемые *лубяными волокнами*, встречаются во флоэме (лубе) стеблей многих растений. Округлые склеренхимные клетки, называемые *каменистыми клетками*, имеются в твердой скорлупе орехов.

Проводящие ткани. У растений есть два типа проводящей ткани: *ксилема* (древесина), которая проводит воду и растворенные соли, и *флоэма* (луб), по которой перемещаются растворенные питательные вещества, например глюкоза. У всех высших растений из клеток ксилемы первыми образуются длинные клетки, называемые *трахеидами*, с заостренными концами и с кольцевыми или спиральными утолщениями стенок (рис. 44, Д). Позднее эти клетки соединяются между собой концами, образуя *сосуды древесины*. В процессе развития сосудов поперечные стенки растворяются, а боковые утолщаются, так что образуется длинная целлюлозная трубка для проведения воды. Эти сосуды могут достигать 3 м в длину. Как в трахеидах, так и в сосудах цитоплазма в конце концов отмирает и остаются пустые трубки, которые продолжают функционировать. Утолщение клеточных стенок, сопровождающееся отложением *лигнина* (вещества, обуславливающего твердость и деревянистость стволов и корней), позволяет ксилеме выполнять не только проводящие, но и опорные функции.

Аналогичное слияние клеток, примыкающих друг к другу концами, приводит к образованию *ситовидных трубок* флоэмы (рис. 44, Г). Концевые стенки не исчезают, а сохраняются в виде пластинок с отверстиями — *ситовидных пластинок*. В отличие от трахеид и сосудов древесины ситовидные трубки остаются живыми и содержат большое количество цитоплазмы, но утрачивают ядра. К ситовидным трубкам примыкают «клетки-спутники», имеющие ядра (рис. 44, Г); возможно, что они служат для регулирования функции ситовидных трубок. Круговое движение цитоплазмы существенно ускоряет проведение растворенных питательных веществ по этим трубкам. Ситовидные трубки встречаются в мягкой коре деревянистых стеблей, лежащей кнаружи от камбия.

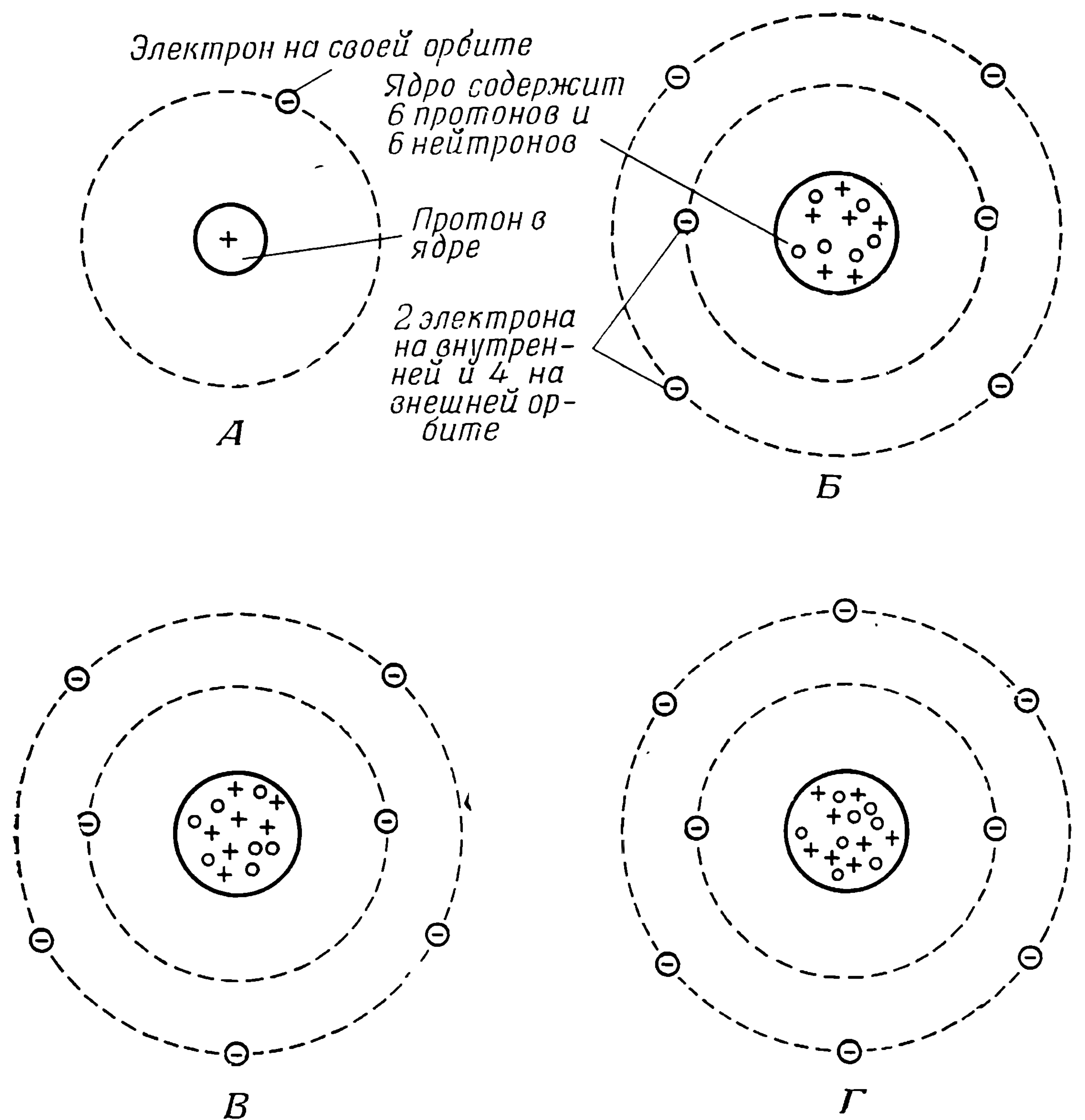


Рис. 45. Схемы строения атомов четырех главных элементов, входящих в состав живых организмов.

А — атом водорода; Б — атом углерода; В — атом азота; Г — атом кислорода.

Ядро атома азота содержит 7 протонов (+) и 7 нейтронов (о); на его внутренней орбите находятся 2 электрона (—), а на внешней 5. Ядро атома кислорода содержит 8 протонов, а на его внутренней и внешней орбитах находятся соответственно 2 и 6 электронов.

33. СТРОЕНИЕ ВЕЩЕСТВА

Для того чтобы получить более полное представление о химическом составе и свойствах живого вещества, следует рассмотреть не только легко наблюдаемые макроскопические проявления жизни, не только структуры, видимые в обычный световой или даже электронный микроскоп, но и молекулярную организацию протоплазмы, лежащую далеко за пределами разрешающей способности любого микроскопа. А для этого необходимо некоторое знакомство с основами физики и химии.

Независимо от того, в каком состоянии — газообразном, жидком или твердом — находится вещество, оно всегда состоит из мельчайших единиц, называемых *атомами*. В природе встречается более 100 различных видов атомов, начиная от самых простых — атомов водорода — и кончая наиболее массивными — атомами урана. Кроме того, существует несколько еще более массивных атомов, полученных человеком с помощью ускорителей или ядерных реакторов. Все атомы, природные и «синтетические», гораздо меньше мельчайшей частицы, видимой в электронный микроскоп. В сущности никто еще никогда не видел атомов: заключения об их структуре и свойствах делаются на осно-

вании экспериментов, произведенных при помощи разнообразных сложных приборов.

Атом не является наименьшей структурной единицей вещества; атомы состоят из еще более мелких частиц, образующих систему, которая напоминает систему планет, обращающихся вокруг центрального ядра Солнца. Для наших целей достаточно рассмотреть три типа частиц: *электроны*, имеющие отрицательный электрический заряд и чрезвычайно малую массу (вес); *протоны*, несущие положительный электрический заряд и имеющие массу, которая в 1800 раз больше массы электрона, и, наконец, *нейтроны*, лишенные электрического заряда, но имеющие почти такую же массу, как и протоны.

В центре атома, подобно Солнцу в нашей Солнечной системе, находится *ядро*, состоящее из протонов и нейтронов. В ядре заключена почти вся масса атома. Так же как и в Солнечной системе, почти весь объем атома представляет собой пустое пространство, и в этой пустоте вокруг ядра по круговым или иным путям движутся электроны. Каждый вид атомов характеризуется определенным числом электронов, обращающихся по орбитам, и определенным числом протонов и нейтронов в ядре (рис. 45). Во всех атомах число протонов в ядре

равно числу электронов на орбитах, так что атом в целом электрически нейтрален. Существуют и другие частицы, помимо протонов, нейтронов и электронов, но различия между разными элементами зависят от числа и расположения частиц этих трех основных типов. Живые системы построены из точно таких же атомов с той же внутренней структурой, как и неживые системы.

Элементом называется вещество, все атомы которого имеют одинаковое число протонов в ядре и, следовательно, одинаковое число электронов, обращающихся по орбитам. Некоторые элементы, например золото, серебро, железо и медь, встречаются в природе в свободном состоянии; большая же часть элементов обычно встречается в виде химических соединений с другими элементами.

Уникальное свойство протоплазмы — ее живое состояние — не связано с присутствием в ней какого-то редкого или ей одной присущего элемента. Масса человеческого тела на 96% состоит из четырех элементов: углерода, кислорода, водорода и азота; еще 3% составляют четыре других элемента — кальций, фосфор, калий и сера. Содержащиеся в небольших количествах иод, железо, натрий, хлор, магний, медь, марганец, кобальт, цинк и, может быть, еще несколько элементов завершают перечень. Все эти элементы, в особенности четыре первых, в изобилии встречаются в атмосфере, земной коре и морях. Жизнь обусловлена сложными взаимодействиями этих обычных, широко распространенных элементов.

Элементы обозначают символами, обычно соответствующими первой букве их латинских названий: О — кислород (oxygenium), Н — водород (hydrogenium), С — углерод (carboneum), N — азот (nitrogenium). Когда названия нескольких элементов начинаются с одной и той же буквы, в символ включается еще одна буква: С — углерод, Со — кобальт, Cl — хлор, Cu — медь (cuprum).

Большинство элементов образовано атомами двух или более типов, различающихся числом нейтронов в ядре. Существует, например, 3 разновидности водорода, 5 разновидностей углерода и 16 разновидностей свинца. Эти различные типы атомов одного и того же элемента носят название *изотопов* («исос» — равный, «топос» — место), так как они занимают одно и то же место в периодической системе элементов. Все изотопы какого-либо элемента имеют одинаковое число электронов на орбитах; именно число электронов на внешней орбите и определяет главным образом химические свойства элемента. Хотя изотопы одного и того же элемента

имеют одинаковые химические свойства, их можно различить при помощи физических методов. Некоторые из них радиоактивны, и их можно обнаруживать и количественно определять по характеру и интенсивности их излучения с помощью таких приборов, как *счетчик Гейгера*. Другие изотопы можно дифференцировать по незначительной разнице в атомной массе, зависящей от присутствия в ядре лишнего нейтрона. В веществах, содержащих ^{15}N (тяжелый азот) вместо обычного изотопа ^{14}N или ^2H (тяжелый водород, или дейтерий) вместо ^1H , молекулы будут иметь большую массу, и это можно обнаружить с помощью *масс-спектрометра*.

Использование радиоактивных изотопов привело к огромным успехам в выяснении интимных деталей метаболической активности клеток. С этой целью готовят какое-нибудь вещество, например сахар, меченное радиоактивным углеродом (^{11}C или ^{14}C) или тяжелым углеродом (^{13}C), введенным на место обычного углерода (^{12}C). Меченое вещество непосредственно вводят в организм животного или растения или же инкубируют клетки в растворе, содержащем метку, а затем выделяют и идентифицируют меченые продукты, образующиеся в изучаемом объекте в результате нормальных метаболических процессов. Таким способом можно шаг за шагом проследить цепь химических превращений, претерпеваемых тем или иным веществом, и установить, в форме какого соединения меченые атомы в конце концов выходят из клетки или организма. При помощи радиоактивного кальция (^{45}Ca) можно, например, исследовать скорость образования вещества кости и влияние на этот процесс витамина D и гормона паращитовидных желез. Этот метод дает возможность разрешить многие биологические проблемы, к которым не удавалось подойти никаким иным путем.

Атомы каждого элемента содержат определенное число электронов; именно от распределения и поведения электронов, особенно тех, которые находятся на внешней орбите, и зависят химические свойства атома. Простейший атом — атом водорода — содержит лишь один электрон. В своей наиболее устойчивой форме (*основное состояние*) атом водорода имеет один электрон, который движется вокруг ядра, не выходя за границы определенной сферы. Путем соответствующих математических вычислений можно определить наиболее вероятное расстояние его от ядра. Электрон не обращается вокруг ядра по одной определенной орбите; он описывает сложную траекторию, то приближаясь к ядру, то несколько удаляясь от него.

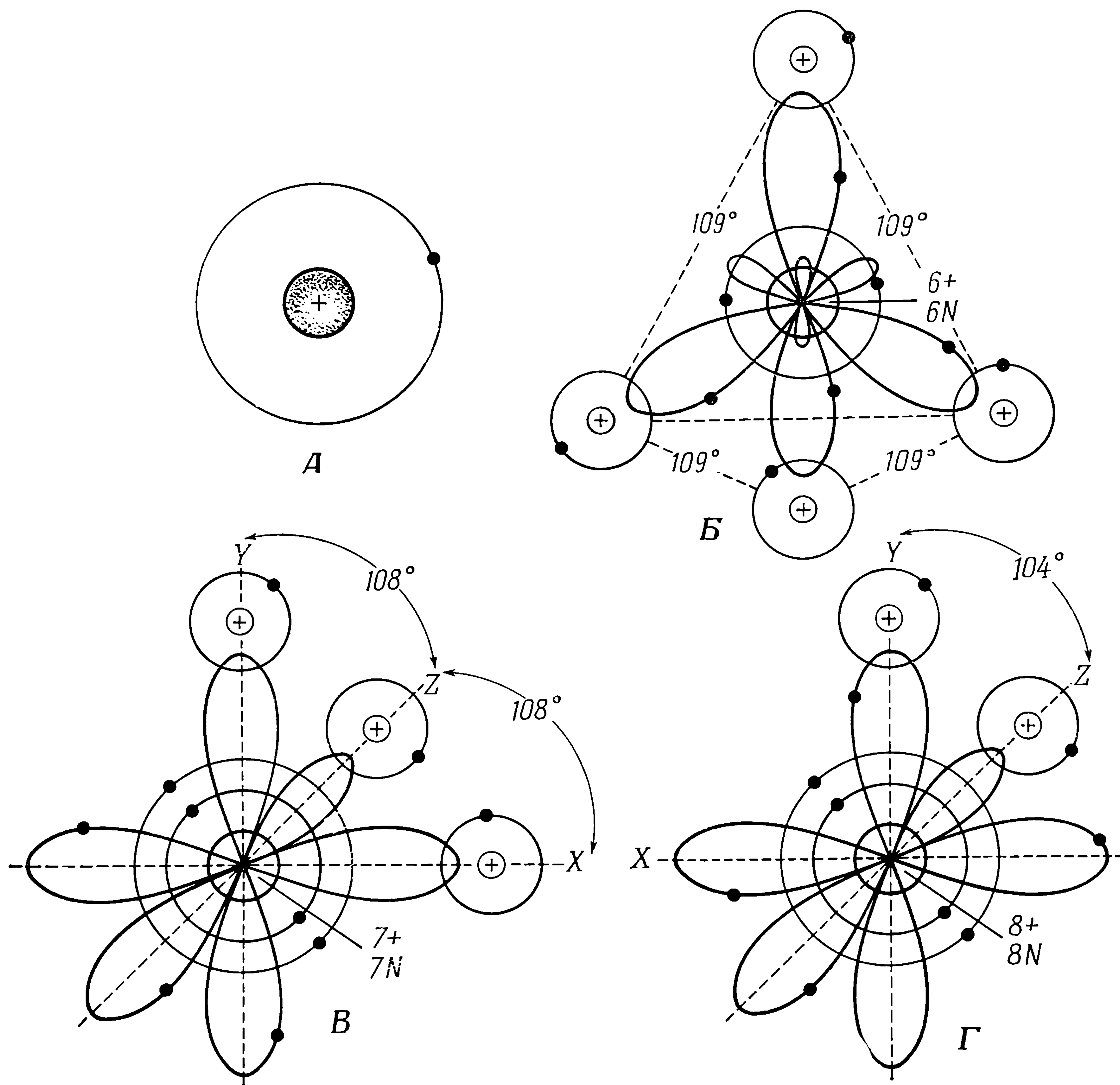


Рис. 46. Строение атомов и молекул.

А. Атом водорода с единственным протоном в ядре и одним электроном на s -орбитали. Б. Молекула метана, состоящая из одного атома углерода и четырех атомов водорода. Ядро атома углерода содержит 6 протонов (+) и 6 нейтронов (N); его окружают 6 электронов. Два спаренных электрона занимают s -орбиталь, остальные четыре — «гибридные» орбитали, которые перекрываются с s -орбиталями электронов водородных атомов и образуют ковалентные связи. В. Молекула аммиака. Атом азота имеет три p -орбитали, которые перекрываются с s -орбиталями трех атомов водорода. Г. Молекула воды.

На рис. 46, А изображен атом водорода с расположенным в центре ядром (содержащим один протон) и круговой орбитой электрона. Если бы заряд электрона был распределен по всей области, окружающей ядро, то 90% его находилось бы внутри сферы, ограниченной этой орбитой. Область распределения электронов вокруг ядра называется *атомной орбиталью*. Области распределения электронов, имеющие сферическую форму, называют *s-орбиталями*. Существуют также орбиты в форме

восьмерки, называемые *p-орбиталями*. Ближайшие к ядру электроны движутся по s -орбиталям, а более удаленные — по p -орбиталям. Для электронов, еще более удаленных от ядра, возможны и иные распределения. Форма атомной орбиты для данного электрона определяется его энергией.

В атоме углерода, играющем особую роль в органическом мире, вокруг ядра расположено 6 электронов (рис. 45 и 46). Два ближайших к ядру электрона спарены и занимают s -орби-

таль; 4 наружных электрона распределяются по орбиталям, форма которых имеет промежуточный характер между орбиталями s и p и которые называются *гибридными орбиталями*. Любая из этих четырех гибридных орбиталей может перекрываться с орбиталью электрона, принадлежащего другому атому, связывая два атома в одну молекулу. Перекрывание двух атомных орбиталей лежит в основе *ковалентной химической связи*. Примером молекулы с такой связью может служить метан (CH_4), в котором каждая гибридная орбиталь углерода перекрывается с s -орбиталью атома водорода (рис. 46). Поэтому говорят, что углерод *четыревалентен*, т. е. способен к образованию четырех химических связей. Водород с его одним неспаренным электроном одновалентен.

Атом азота содержит 7 электронов (и 7 протонов и 7 нейтронов в ядре). Первые два электрона спарены и занимают s -орбиталь, ближайшую к ядру ($1s$ -орбиталь). Следующие два электрона занимают вторую s -орбиталь ($2s$ -орбиталь), расположенную дальше от ядра. Спаренные электроны на $1s$ - и $2s$ -орбиталях очень стабильны и не влияют на валентность атома. Орбитали, занятые неспаренными электронами (таков, например, электрон на $1s$ -орбиталях водорода), имеют тенденцию перекрываться с орбиталями, на которых лежат неспаренные электроны других атомов; этим обусловлена валентность. Три остальных электрона в атоме азота не спарены и занимают три различные p -орбитали, более удаленные от ядра. Именно они определяют трехвалентность атома азота. Если орбиталь каждого неспаренного электрона азота перекрывается с $1s$ -орбиталью водорода, то образуется молекула аммиака — NH_3 (рис. 46, В).

Атом кислорода содержит 8 электронов; из них два спаренных электрона занимают $1s$ -орбиталь, два других — $2s$ -орбиталь. Пространственная конфигурация p -орбиталей в атоме кислорода такова, что их может быть только три. Они лежат в плоскостях, перпендикулярных друг другу, и обозначаются p_x , p_y и p_z . Три из оставшихся четырех электронов могут находиться на p_x -, p_y - и p_z -орбиталях, тогда как четвертый спаривается с электроном, находящимся на одной из p -орбиталей. Таким образом, на p_x -орбиталях могут находиться два спаренных электрона, а на p_y - и p_z -орбиталях — неспаренные электроны. Эти-то два неспаренных электрона и определяют двухвалентность атома кислорода. Если орбиталь каждого из двух неспаренных электронов атома кислорода перекрывается с $1s$ -орбиталью водорода, то образуется молекула воды — H_2O .

Число электронов на внешней орбитали (определяющей валентность) у разных атомов различно и варьирует от 0 до 8. Если на внешней орбитали 0 или 8 электронов, то элемент химически неактивен и не вступает в соединение с другими элементами. Если электронов меньше 8, то атом обнаруживает склонность отдавать или принимать несколько электронов, с тем чтобы число их на внешней орбитали оказалось равным 8. Поскольку число протонов, т. е. положительно заряженных частиц атомного ядра, при этом не меняется, отдача или приобретение электронов приводит к образованию электрически заряженного атома, называемого *ионом*.

Атомы с 1, 2 или 3 электронами на внешней орбитали имеют тенденцию отдавать их другим атомам; при этом сами они становятся заряженными положительно вследствие избытка протонов в ядре. Атомы с 5, 6 или 7 электронами на внешней орбитали склонны принимать электроны от других атомов и становятся при этом заряженными отрицательно вследствие избытка электронов, вращающихся вокруг ядра. Атомы с 4 электронами на внешней орбитали (например, атомы углерода) не отдают и не принимают электронов, а «делят» их с соседними атомами (так что электрон принадлежит одновременно двум атомам). Ионами называют как положительно, так и отрицательно заряженные атомы. Так как частицы, имеющие противоположные электрические заряды, взаимно притягиваются, положительные и отрицательные ионы имеют тенденцию соединяться друг с другом, образуя ионную, или электростатическую, связь.

34. ХИМИЧЕСКИЕ СОЕДИНЕНИЯ

Химическое соединение — это вещество, состоящее из двух или нескольких типов атомов или понов, соединенных в молекулу; поэтому его можно разложить на два или несколько более простых веществ. Различные химические элементы в данном соединении всегда находятся в определенном весовом соотношении между собой. Это обусловлено тем, что атомы соединены друг с другом химическими связями совершенно определенным образом. Группу атомов, соединенных химическими связями, называют *молекулой*. Молекула — это наименьшая частица вещества, сохраняющая те же химические свойства и состав, что и большее количество данного соединения. Молекула состоит не менее чем из двух атомов, которые могут быть одинаковыми (как, например, в молекуле кислорода или азота) или различными. Если молекула данного вещества состоит из двух или

большого числа разных атомов, то мы имеем дело с химическим *соединением*. Обычно свойства химического соединения совершенно отличны от свойств составляющих его элементов. Каждая молекула воды содержит два атома водорода и один атом кислорода, а вода по своим химическим свойствам совсем не похожа ни на водород, ни на кислород. Состав воды отражен в ее химической формуле — H_2O . Таким образом, химическая формула кратко фиксирует, какие типы атомов и в каком относительном количестве входят в состав молекулы.

Значительную часть вещества каждой клетки составляет вода. У человека содержание воды в различных тканях варьирует от 20 % (в кости) до 85 % (в ткани головного мозга). Около двух третей общей массы организма человека составляет вода; в организме медузы вода составляет 95 %. Вода выполняет в живых системах ряд важных функций. В ней растворено большинство других веществ, и, как мы увидим, водная среда необходима для того, чтобы они могли вступать в реакции друг с другом. Вода растворяет «отходы» метаболизма и помогает выведению их из клетки и из организма. Вода обладает большой теплоемкостью, т. е. способностью поглощать тепло при минимальном изменении своей собственной температуры. Это обусловлено тем, что расположенные рядом молекулы воды, находящейся в жидком или в твердом состоянии (лед), удерживаются вместе водородными связями (рис. 47) и определенное количество тепла расходуется на разрыв этих связей. Таким образом, вода предохраняет клетку от резких изменений температуры.

Вода обладает способностью поглощать большое количество тепла при переходе из жидкого состояния в газообразное, что позволяет организму освобождаться от избытка тепла путем испарения воды. Например, футболист, весящий 100 кг, может потерять за час игры 2 кг воды, испаряющейся при потоотделении. Теплота испарения воды равна 574 ккал/кг, отсюда $574 \times 2 = 1148$ ккал. Если бы вода не испарялась и все образующееся во время игры тепло сохранялось в организме, температура тела футболиста повысилась бы на $11,5^\circ C$. Характерная для воды высокая теплопроводность создает возможность равномерного распределения тепла между тканями тела. Наконец, вода служит смазочным материалом, необходимым везде, где один орган трется о поверхность другого, а также в суставах.

В отличие от чистых химических соединений (например, воды) *механическая смесь* состоит

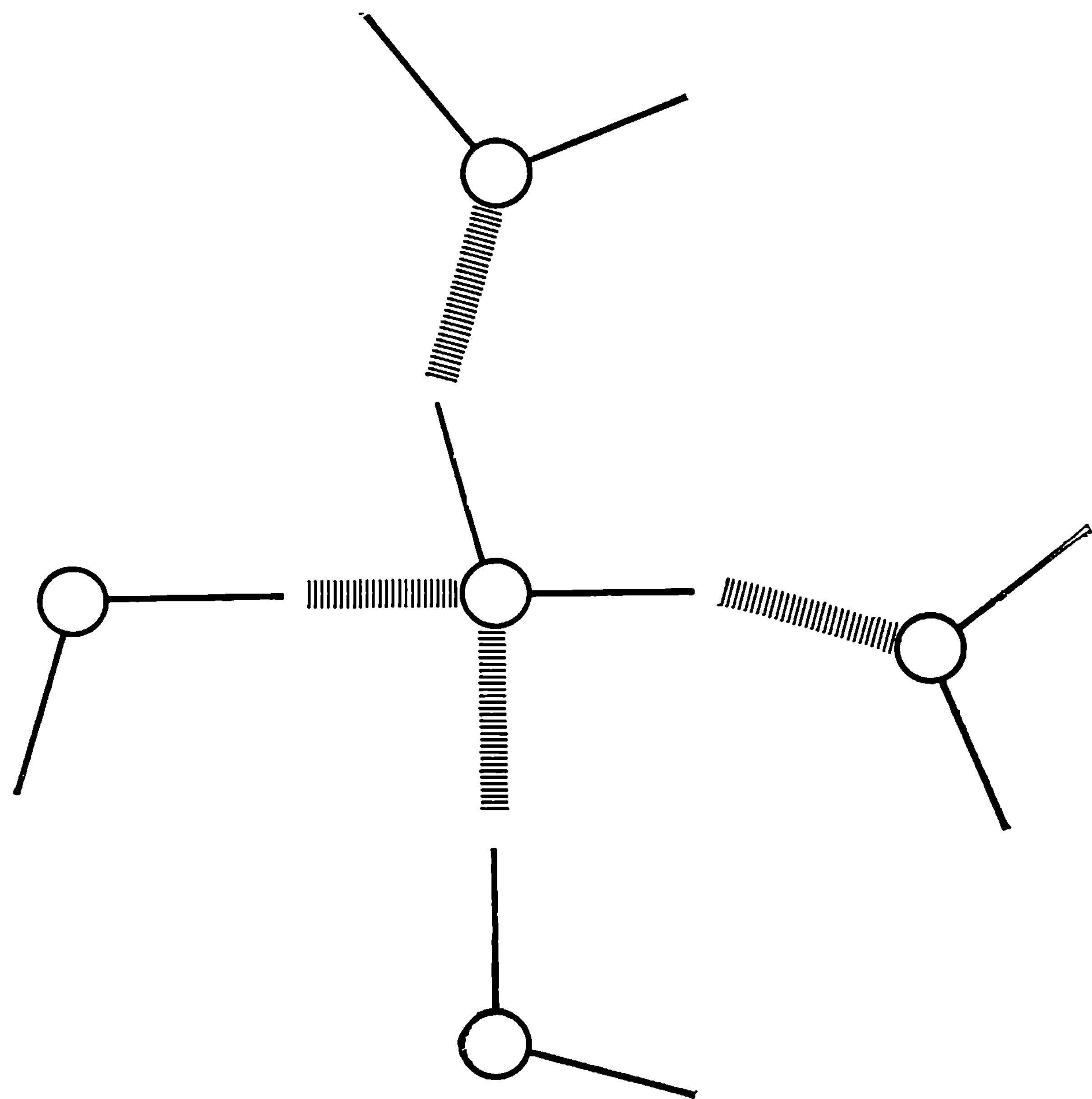


Рис. 47. Водородные связи между молекулами воды. Каждая молекула стремится образовать водородные связи (показаны поперечной штриховкой) с четырьмя соседними молекулами.

из двух или большего числа типов атомов или молекул, которые могут сочетаться в самых различных пропорциях. Воду можно смешать со спиртом в любом соотношении, а воздух представляет собой смесь варьирующих количеств кислорода и азота с небольшой примесью водяного пара, углекислого газа, аргона и других газов. Из этого следует, что каждое химическое соединение должно обладать вполне определенными химическими и физическими свойствами, тогда как свойства смеси меняются в зависимости от относительных количеств ее компонентов.

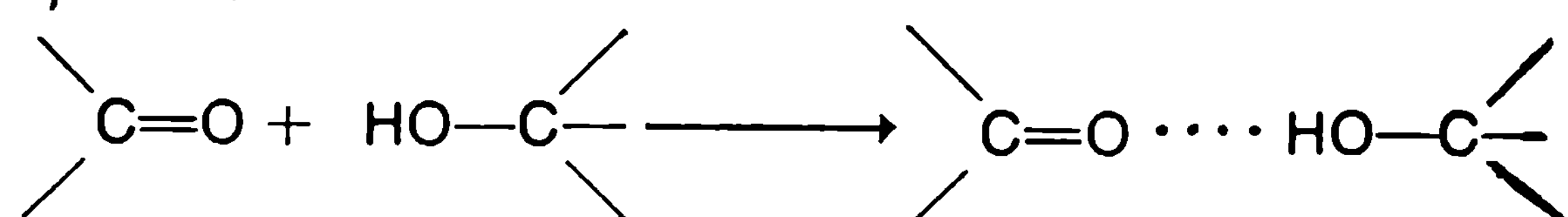
Атомы, составляющие молекулы, соединены между собой *химическими связями* (рис. 48). В веществах биологического происхождения важную роль играют электростатические (или ионные), водородные и ковалентные связи. Связи первых двух типов относительно непрочны и легко разрываются, тогда как *ковалентные связи* отличаются прочностью, и образование их требует затраты энергии. Как образование, так и расщепление этих связей в живых клетках происходит при участии ферментов.

Электростатические связи обусловлены взаимным притяжением частиц с разноименными зарядами; например, заряженные положительно ионы натрия могут соединяться с отрицательно заряженными ионами хлора, образуя кристаллический хлористый натрий (поваренную соль).

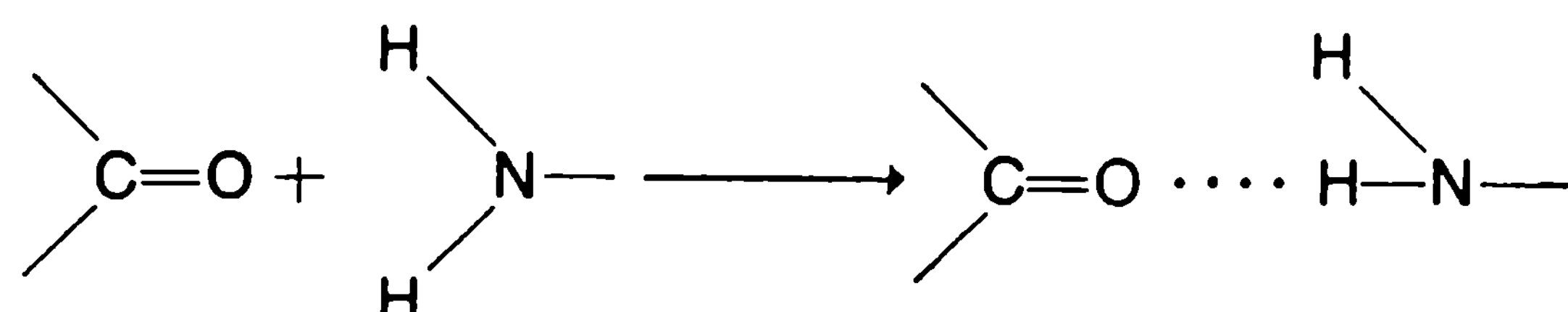
Электростатическая связь



Водородная связь

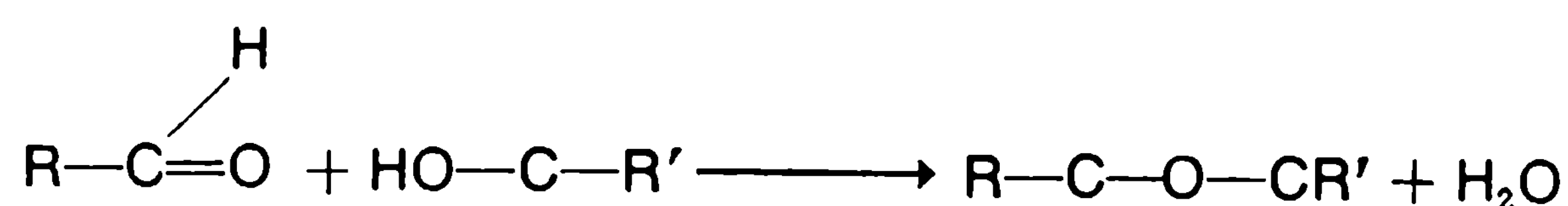


или

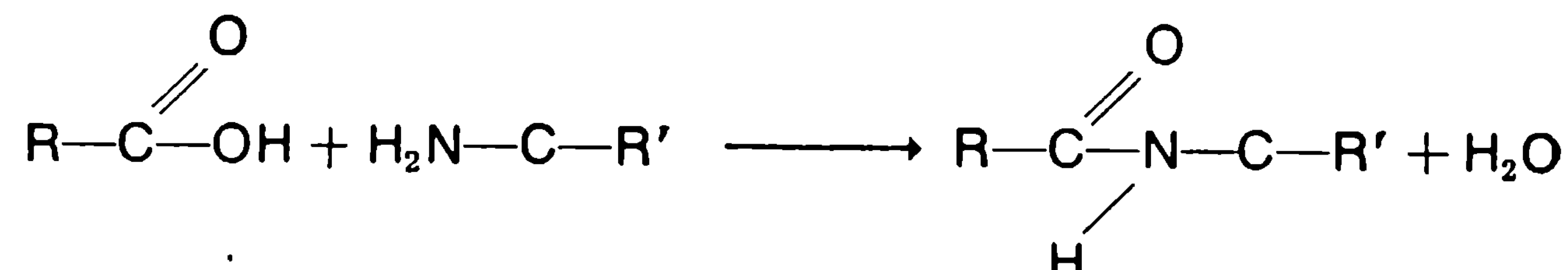


Ковалентные связи:

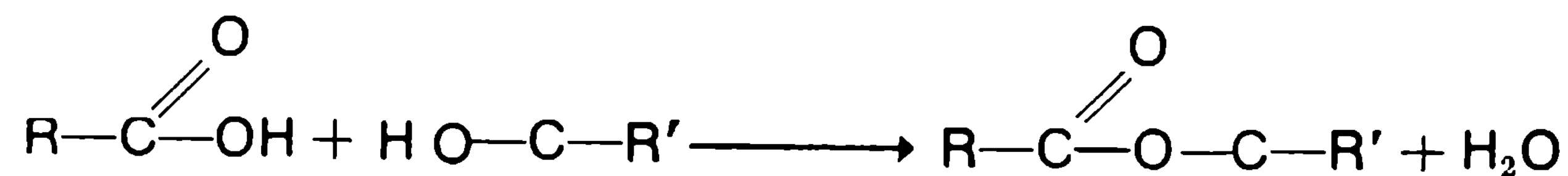
Гликозидная



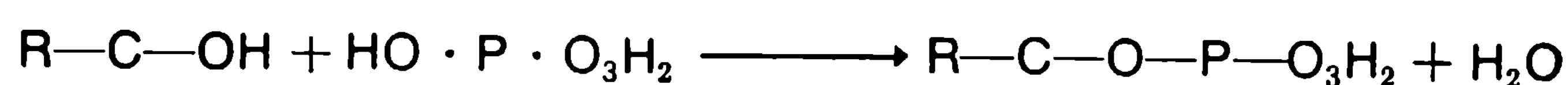
Пептидная



Эфирная



Фосфорноэфирная



Тиоэфирная

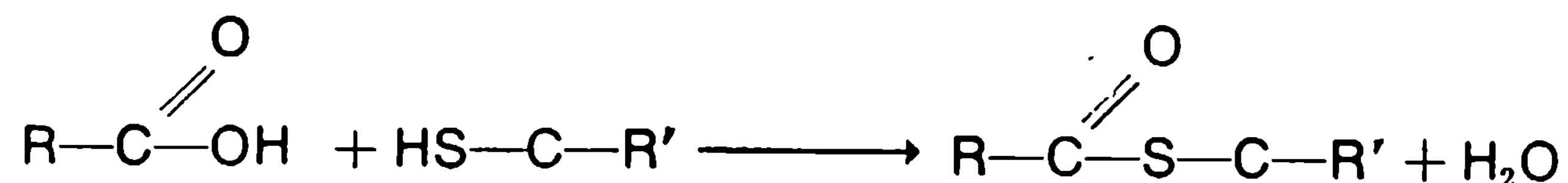


Рис. 48. Типы химических связей.

Водородные связи — это очень слабые связи, образующиеся в тех случаях, когда атом водорода находится между двумя атомами, одним из которых обычно является атом кислорода. Они легко образуются между любым водородным атомом, соединенным ковалентной связью с кислородом или азотом, и любым сильно электроотрицательным атомом (обычно кислородом или азотом), находящимся в другой молекуле или в другой части той же молекулы. Водородные связи имеют определенную длину и определенное направление, т. е. образуют совершенно точные геометрические конфигурации, что очень важно в связи с их ролью в формировании структуры таких макромолекул, как белки и нуклеиновые кислоты. Молекулы воды, находящейся в жидком состоянии, удерживаются вместе отчасти благодаря образованию водородных связей. Это объясняется тем, что атом кислорода и два атома водорода расположены в молекуле воды асимметрично, обра-

зуя треугольник. Электроны, принадлежащие атомам водорода, сильнее притягиваются к ядру кислорода, чем к ядрам водорода, и поэтому располагаются ближе к кислородному атому. Вследствие этого молекула воды, будучи в целом электронейтральной, имеет небольшой локальный положительный заряд у двух атомов водорода и такой же отрицательный заряд у атома кислорода. Молекулы с положительным зарядом на одном конце и отрицательным на другом называют *полярными*. Вещества, построенные из таких молекул, обычно растворимы в воде, так как в результате электростатического притяжения электрически заряженные частицы растворенного вещества окружаются молекулами воды, обращенными к частице теми своими концами, которые несут противоположный электрический заряд. Когда положительно заряженный водородный атом одной молекулы воды оказывается рядом с электроотрицательным атомом (кислородом) другой

такой же молекулы, в результате притяжения между ними образуется водородная связь. Более прочная ковалентная связь возникает в том случае, когда каждый из двух соседних атомов передает по одному электрону «в общее пользование», так что эта пара электронов принадлежит одновременно обоим атомам. В отличие от этого при электростатической (ионной) связи один атом отдает электрон другому. Например, при образовании молекулы хлористого натрия атом натрия отдает электрон атому хлора.

Каждый атом водорода, как мы уже знаем, состоит из ядра и одного электрона. Когда два таких атома, соединяясь, образуют молекулу водорода, их электроны «обобществляются», так что первая электронная орбиталь каждого атома оказывается в известном смысле заполненной двумя электронами. В этом случае оба электрона принадлежат в равной степени обоим атомам и вероятность того, что они окажутся ближе к одному ядру, чем к другому, невелика. Такую связь называют *неполярной ковалентной связью*. В молекуле воды, в которой два атома водорода ковалентно связаны с атомом кислорода, обобществляются электроны всех трех атомов и таким образом внешняя орбиталь кислорода оказывается заполненной 8 электронами, а первая орбиталь каждого из водородных атомов — двумя электронами. Эта ковалентная связь несколько отличается от ковалентной связи между двумя атомами водорода: при образовании такой связи между атомами двух различных элементов «обобществленные» электроны притягиваются к ним с неодинаковой силой. Такую связь называют *полярной ковалентной связью*. Как мы уже видели, в молекуле воды электроны располагаются ближе к ядру кислорода, чем к ядру водорода, так что атом кислорода приобретает некоторый отрицательный заряд, а атом водорода — положительный. Ковалентные связи могут обладать любой степенью полярности — от «нулевой», когда обобществленные электроны находятся на одинаковых расстояниях от обоих атомных ядер (как в молекуле водорода), до максимальной, когда эти электроны находятся значительно ближе к одному из атомов и поэтому полярность связи выражена очень сильно. Электростатическая связь в известном смысле представляет собой крайний случай полярной связи, когда электроны полностью переходят от одного атома к другому.

Поскольку электроны не фиксированы в пространстве, а непрерывно движутся, эта связь может резонировать. В один момент времени она может быть по существу ковалентной, а в

другой — электростатической. Поэтому соединение, которое в основном является ковалентным, способно тем не менее к некоторой ионизации. Для того чтобы понимать свойства разнообразных молекул в живых системах, мы должны иметь ясное представление о полярности связей. Два других типа слабых связей — вандерваальсовы силы и гидрофобные связи — играют особенно важную роль в структуре белковых молекул и будут рассмотрены в гл. VII.

Из ковалентных связей большое значение имеют *ангидридные связи*, образующиеся при соединении двух молекул с одновременным выделением молекулы воды (при этом от одной молекулы отщепляется гидроксильная, или ОН-группа, а от другой — атом водорода). В биосинтетических реакциях такая связь часто образуется не в результате действительного отщепления молекулы воды, а путем замещения ОН-группы в одной молекуле фосфатной группой с последующим удалением этой фосфатной группы и атома водорода от другой молекулы; при этом освобождается неорганический фосфат и образуется ангидридная связь.

Ангидридные связи углеводов, или *гликозидные связи*, образуются при отщеплении атома водорода от спиртовой группы одной молекулы сахара и гидроксила от альдегидной группы другой молекулы (рис. 48). Ангидридные связи белков, или *пептидные связи*, образуются в результате отщепления ОН от карбоксильной группы ($-\text{COOH}$) одной аминокислоты и водорода от аминогруппы ($-\text{NH}_2$) другой аминокислоты. Ангидридные связи жиров, или *эфирные связи*, возникают при отщеплении группы ОН от карбоксильной группы жирной кислоты и водорода от спиртовой группы глицерина.

Из других эфирных связей большое биологическое значение имеют *фосфорноэфирные связи*, образующиеся при отщеплении Н от фосфорной кислоты и ОН-группы от сахара, а также *тиоэфирные связи*, при образовании которых ОН отщепляется от карбоксильной группы кислоты, а водород — от SH-группы. В нуклеотидах сахар соединен с пурином или пиримидином гликозидной связью, а с фосфатом — фосфорноэфирной. Кофермент А образует с целым рядом веществ тиоэфиры; например, ацетилкофермент А представляет собой тиоэфир уксусной кислоты и кофермента А.

В химии принято называть соединения, содержащие углерод (за исключением карбонатов), *органическими* соединениями, а все остальные вещества — *неорганическими*. Однако неорганические соединения тоже играют важную роль в физиологии живых организмов.

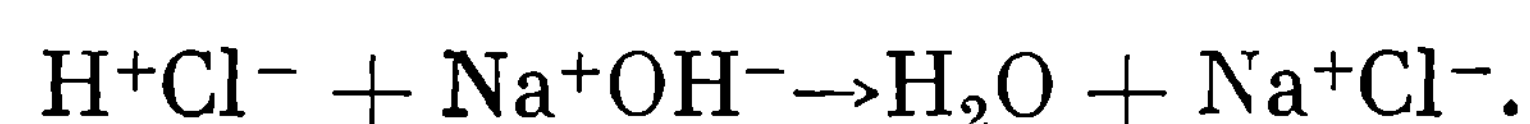
На внешней орбитали атома углерода находятся четыре электрона, которые могут быть различным образом поделены между этим и соседними атомами. Поэтому углерод может образовывать больше различных соединений, чем любой другой элемент. Некогда полагали, что органические соединения — это вещества совсем особого рода, синтез которых возможен только в живых организмах. Это представление было опровергнуто в 1828 году, когда Вёлер впервые синтезировал мочевины (один из органических продуктов обмена, содержащийся в моче многих животных и человека) из неорганических соединений — сернокислого аммония и цианистого калия. Впоследствии были синтезированы многие тысячи органических веществ, в том числе сложные соединения, имеющие большое биологическое значение, например некоторые витамины, гормоны, антибиотики и лекарственные вещества.

Из неорганических соединений в живых организмах содержатся вода, углекислота, различные кислоты, основания и соли. *Кислота* — это соединение, при диссоциации которого в воде освобождаются ионы водорода (H^+). Кислоты изменяют цвет синей лакмусовой бумаги на красный и имеют кислый вкус. Соляная (HCl) и серная (H_2SO_4) кислоты относятся к неорганическим кислотам; молочная кислота (содержится в кислом молоке) и уксусная кислота (содержится в уксусе) — две из наиболее обычных органических кислот. *Основанием* называется соединение, при диссоциации которого в воде освобождаются гидроксильные группы (OH^-). Основания изменяют цвет красной лакмусовой бумаги на синий. К наиболее обычным неорганическим основаниям (щелочам) относятся гидрат окиси натрия, или едкий натр ($NaOH$), и гидрат окиси аммония, или гидроокись аммония (NH_4OH).

Для удобства степень кислотности или щелочности той или иной жидкости, т. е. концентрацию в ней ионов водорода, можно выражать величиной pH (логарифм концентрации ионов водорода, взятый с обратным знаком). Протоплазма большинства животных и растительных клеток не дает ни сильнокислой, ни сильнощелочной реакции; она содержит почти нейтральную смесь веществ кислого и основного характера. Концентрация в ней водородных ионов (как и в чистой воде) составляет около $10^{-7} M$, а величина pH равна, следовательно, 7,0. При pH 7,0 концентрации свободных ионов H^+ и OH^- равны друг другу. Сколько-нибудь значительное изменение pH протоплазмы несовместимо с жизнью. Так как шкала pH является логарифмической, то в растворе, имеющем pH 6,

концентрация ионов водорода в 10 раз выше, чем в растворе с pH 7.

При смешивании кислоты и основания водородный ион кислоты соединяется с гидроксильным ионом основания и образуется молекула воды (H_2O). Остаток кислоты (анион) соединяется с остатком основания (катионом), образуя соль. Например, соляная кислота реагирует с гидратом окиси натрия с образованием воды и хлористого натрия, т. е. обыкновенной поваренной соли:



Соль можно определить как соединение, получающееся при замещении водородного атома кислоты каким-нибудь металлом.

При растворении солей, кислот или оснований в воде их молекулы разделяются на составляющие их ионы. Растворы, содержащие эти заряженные частицы, способны проводить электрический ток; поэтому эти вещества называются *электролитами*. Сахара, спирты и многие другие вещества, которые при растворении не распадаются на заряженные частицы и растворы которых поэтому не проводят электрического тока, называются *неэлектролитами*.

Клетки и внеклеточные жидкости содержат множество различных минеральных солей; при этом важнейшими *катионами* (положительно заряженными ионами) являются натрий, калий, кальций и магний, а главными *анионами* (отрицательно заряженными ионами) — хлорид-, бикарбонат-, фосфат- и сульфат-ионы. Жидкости тела наземных животных по общему содержанию солей значительно отличаются от морской воды, однако по составу солей и по их относительным концентрациям они в общем близки к ней (табл. 2). Общая концентрация солей в жидкостях тела большинства морских животных равна концентрации их в морской воде (примерно 3,4%). У наземных, пресноводных и морских позвоночных содержание солей в жидкостях тела составляет около 1%, а у наземных и пресноводных беспозвоночных — от 0,3 до 0,7%. Для нормального протекания жизненных процессов необходимо наличие в организме определенных солей, причем их относительные концентрации не должны выходить за определенные границы.

Кровь человека и наземных позвоночных отличается от морской воды относительно большим содержанием калия и меньшим — магния и хлора. Жизнь, вероятно, возникла в море, и клетки первых организмов были приспособлены к тем солям и тем их относительным концентрациям, которые были характерны для моря в то время (хотя концентрация солей в первичном

ТАБЛИЦА 2

Ионный состав морской воды и жидкостей тела различных животных (содержание натрия принято за 100)

Объект	Группа	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO ₄
Морская вода		100	2,74	2,79	13,94	136,8	7,10
Медуза	Кишечнополостные	100	2,90	2,15	10,18	113,1	5,15
Морской еж	Иглокожие	100	2,30	2,28	11,21	116,1	5,71
<i>Phascolosoma</i>	Сипункулиды	100	10,07	2,78	—	114,1	—
<i>Uenus</i>	Моллюски	100	1,66	2,17	5,70	117,3	5,84
<i>Carcinus</i>	Ракообразные	100	2,32	2,51	3,70	105,2	3,90
Водолюб	Насекомые	100	11,10	0,92	16,8	33,6	0,12
Морской черт	Рыбы	100	2,85	1,01	1,61	71,9	—
Лягушка	Земноводные	100	2,40	1,92	1,15	71,4	—
Человек	Млекопитающие	100	3,99	1,78	0,66	84,0	1,73

океане, вероятно, была ниже, чем в современном). В процессе эволюции жидкости тела животных стали в общем сходными по относительной концентрации солей, так как всякое значительное отличие в солевом составе привело бы к подавлению тех или иных клеточных ферментов и поставило бы таких животных в невыгодные условия в борьбе за существование.

У некоторых животных развились почки и другие органы выделения, позволяющие избирательно задерживать в организме или, наоборот, выводить из него те или иные ионы. Поэтому жидкости тела в известной мере различаются по относительным концентрациям солей, поскольку концентрация ионов каждого типа определяется относительной скоростью поглощения и выделения их из организма.

В нормальных условиях содержание различных солей чрезвычайно постоянно, и всякое значительное отклонение от нормы приводит к серьезным последствиям, а иногда и к смерти. Понижение концентрации ионов кальция в крови у млекопитающих вызывает судороги и смерть. Сердечная мышца может нормально сокращаться только при наличии соответствующего баланса ионов натрия, калия и кальция. Если изолировать сердце лягушки и поместить его в чистый раствор хлористого натрия, то оно вскоре перестанет сокращаться, остановившись в расслабленном состоянии; если поместить его в раствор хлористого калия или в смешанный раствор хлоридов натрия и кальция, оно остановится в состоянии сокращения. Если же поместить сердце в раствор этих трех солей взятых в надлежащем соотношении, оно будет продолжать сокращаться. Эта проба с сердцем лягушки настолько чувствительна, что ее можно использовать для измерения концентрации ионов кальция в растворах.

Помимо этого специфического действия на определенные клеточные функции, минеральные соли играют важную роль в поддержании осмотических отношений между клеткой и окружающей ее средой.

35. «БИОЛОГИЧЕСКИЕ» МОЛЕКУЛЫ

К важнейшим группам органических соединений, синтезируемых и используемых клетками, относятся углеводы, белки, липиды, нуклеиновые кислоты и стероиды. Некоторые из них служат для клетки строительным материалом, другие доставляют энергию, необходимую для ее функционирования, третьи играют важнейшую роль в регулировании химических реакций, протекающих в клетках. Углеводы и липиды служат важными источниками химической энергии почти для всех форм жизни; белки являются структурными элементами, но они имеют еще большее значение как катализаторы и регуляторы внутриклеточных процессов. Нуклеиновые кислоты играют первостепенную роль в хранении и передаче информации, необходимой для синтеза специфических белков и других веществ. Типы веществ и даже их относительные количества удивительно сходны в клетках различных органов и разных животных. Как в печеночной ткани человека, так и в протоплазме амебы содержится примерно 80 % воды, 12 % белка, 2 % нуклеиновых кислот, 5 % липидов, 1 % углеводов и доли процентов стероидов и других веществ. Некоторые специализированные клетки, конечно, имеют специфический химический состав; например, головной мозг млекопитающего богат жироподобными веществами (липидами) определенных типов.

Углеводы. Углеводы представляют собой соединения, содержащие только углерод, во-

дород и кислород в соотношении 1С:2Н:10. К углеводам относятся сахара, крахмал и целлюлоза. К простейшим углеводам, имеющим биологическое значение, относятся простые сахара, или *моносахариды*, имеющие формулу $C_6H_{12}O_6$, например *глюкоза* (называемая также *декстрозой*) и *фруктоза*. Эти два простых сахара слегка различаются между собой по расположению составляющих их молекулы атомов, и это различие обуславливает некоторую разницу в их химических свойствах. Соединения с одинаковой молекулярной формулой, но различным расположением атомов называются *изомерами*. Химики отражают это внутреннее строение молекулы с помощью структурных формул, в которых атомы представлены своими символами (С, Н, О и т. д.), а химические связи, или силы, удерживающие атомы вместе, — линиями, соединяющими эти символы (рис. 49). Из приведенных формул легко видеть, что во-

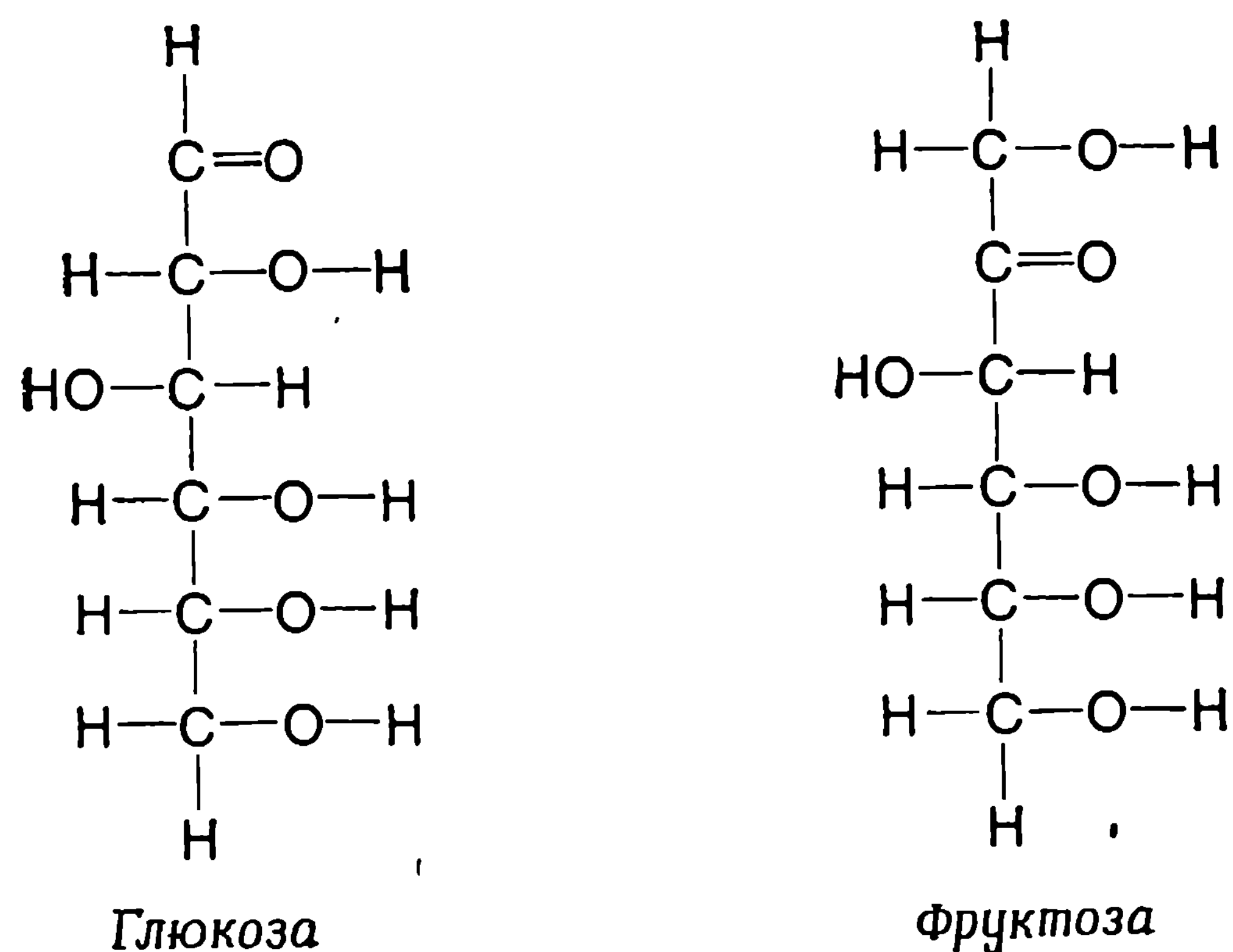


Рис. 49. Структурные формулы двух простых сахаров.

дород имеет лишь одну связь для соединения с другими атомами, кислород — две, а углерод — четыре.

Атомы углерода могут соединяться друг с другом и с атомами других элементов, образуя бесконечное множество различных химических соединений. Связываясь между собой, они могут образовывать простые длинные цепи (как, например, в жирных кислотах), разветвленные цепи (в некоторых аминокислотах), кольца (в пуринах и пиримидинах), структуры из 2, 3 или 4 конденсированных колец (в стеринах и стероидах). Молекулы имеют трехмерную, а не двумерную структуру, как это можно было бы представить себе, глядя на химические формулы, напечатанные в книге. Для отображения трехмерной структуры молекул существуют более сложные приемы. Поскольку свойства соединения зависят от его *конформа-*

ции, т. е. его пространственной структуры, трехмерные (конформационные) формулы полезны для понимания интимной связи между молекулярной структурой и биологической функцией. В растворе молекулы глюкозы и других простых сахаров не вытянуты в виде прямых цепей, как это показано на рис. 49, а свернуты в плоские кольца, образованные в результате соединения двух несмежных углеродных атомов через атом кислорода. У глюкозы, например, такое кольцо образуют пять атомов углерода и один атом кислорода. (рис. 50).

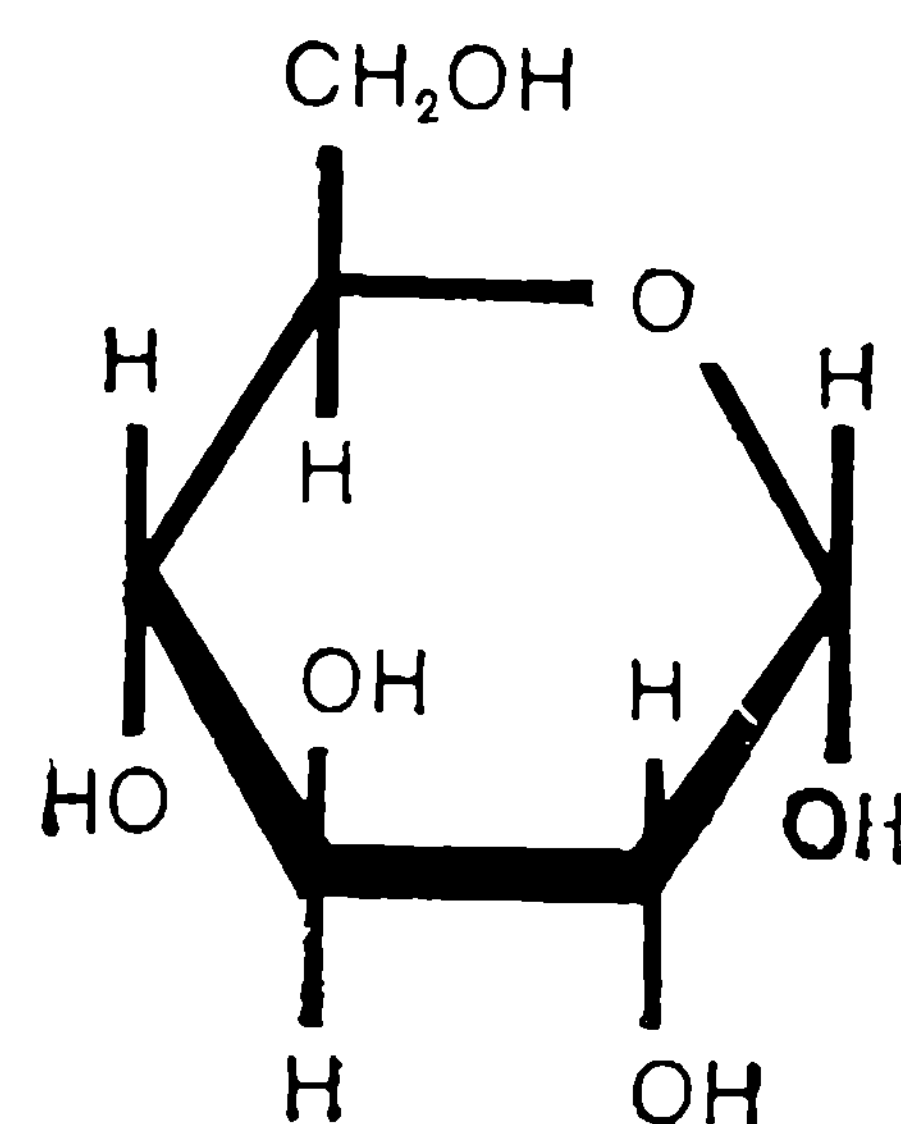


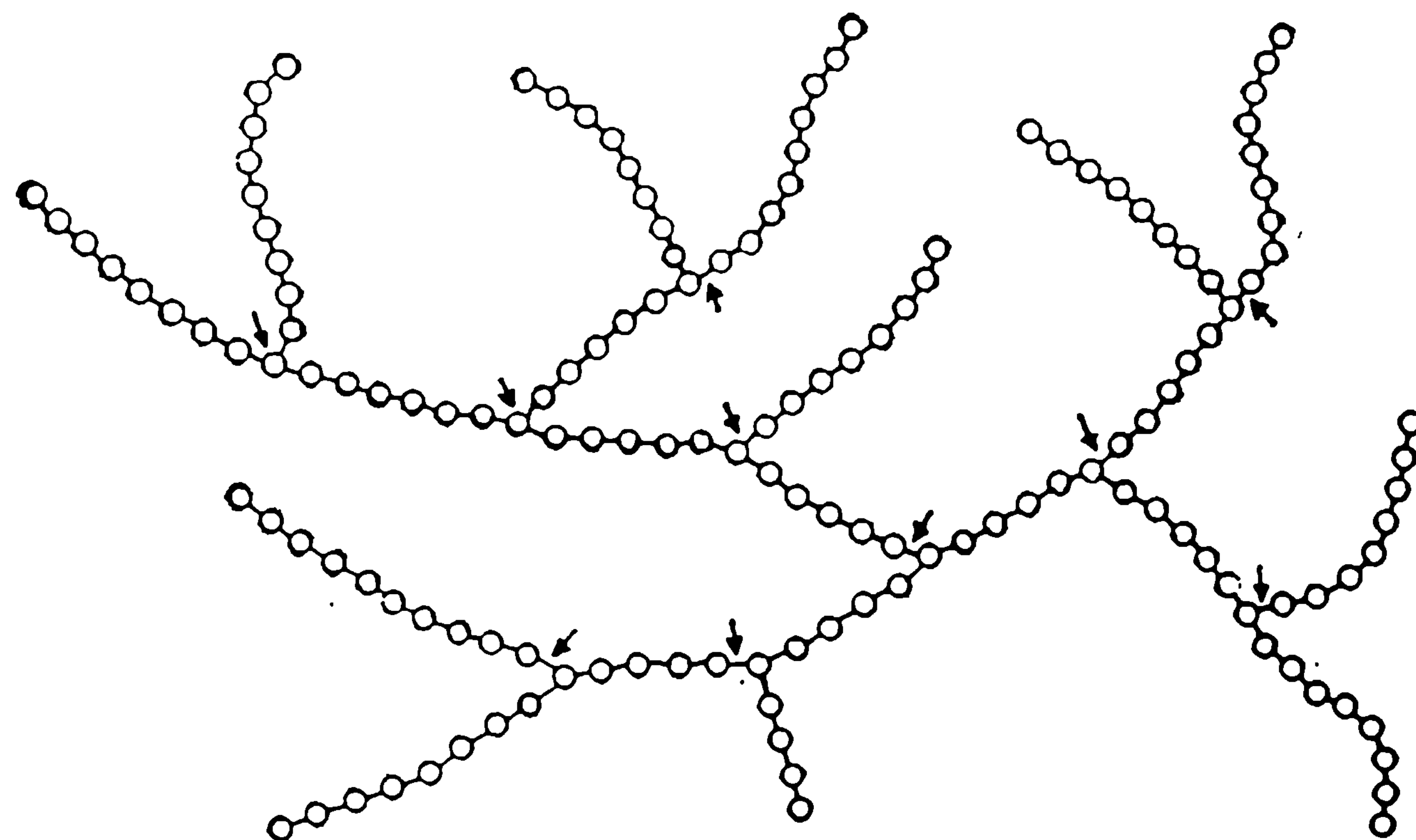
Рис. 50. Структурная формула глюкозы, изображающая молекулу в виде шестичленного кольца из 5 атомов углерода и 1 атома кислорода.

Глюкоза — единственный моносахарид, содержащийся в нашем организме в сколь угодно значительном количестве. Все другие потребляемые нами углеводы превращаются в печени в глюкозу. Глюкоза — абсолютно необходимая составная часть крови. В норме ее содержание в крови и тканях млекопитающих составляет около 0,1% по массе. Некоторое увеличение содержания глюкозы в организме не причиняет особого вреда, уменьшение же его повышает возбудимость некоторых клеток головного мозга, так что они начинают реагировать на очень слабые стимулы. Импульсы, получаемые от этих клеток мышцами, могут вызвать судороги, привести к потере сознания и даже к смерти. Глюкоза необходима для метаболизма клеток головного мозга, и для того, чтобы обеспечить эти клетки глюкозой, требуется определенный уровень содержания ее в крови. Надлежащая концентрация глюкозы в крови поддерживается при помощи чрезвычайно сложного механизма, в котором участвуют нервная система, печень, поджелудочная железа, гипофиз и надпочечники.

Молекулы *дисахаридов*, имеющих общую формулу $C_{12}H_{22}O_{11}$, как бы составлены из двух молекул моносахаридов, соединившихся в результате отщепления одной молекулы воды. Тростниковый и свекловичный сахара представ-

Рис. 51. Схематическое изображение части молекулы гликогена, показывающее ее сильно разветвленную структуру.

Каждый кружок соответствует молекуле глюкозы, связанной гликозидной связью между С-1 одной молекулы глюкозы и С-4 соседней молекулы в прямой части молекулярной цепи или С-1 одной молекулы и С-6 соседней в точках ветвления молекулы (показаны стрелками).



ляют собой *сахарозу* — соединение одной молекулы глюкозы с одной молекулой *фруктозы*.

Известны и другие дисахариды; все они имеют формулу $C_{12}H_{22}O_{11}$, но различаются расположением атомов в молекуле, а в связи с этим и некоторыми химическими и физическими свойствами. *Мальтоза*, или солодовый сахар, состоит из двух молекул глюкозы; *лактоза* (молочный сахар), содержащаяся в молоке всех млекопитающих, образована одной молекулой глюкозы и одной молекулой галактозы (еще один вид моносахаридов). Эти сахара заметно различаются между собой по степени сладости. Самый сладкий из обычных сахаров — *фруктоза*. Она более чем в 10 раз слаще наименее сладкого сахара — *лактозы*. *Сахароза* занимает промежуточное положение (табл. 3). *Сахарин* — синтетическое вещество, которое значительно слаще любого из сахаров; им пользуются, если надо придать пище сладкий вкус без употребления сахара.

ТАБЛИЦА 3

Относительная сладость некоторых наиболее обычных сахаров и сахарина

Вещество	Относительная сладость, % к сладости сахарозы
Лактоза	16,0
Галактоза	32,1
Мальтоза	32,5
Глюкоза	74,3
Сахароза	100,0
Фруктоза	173,3
Сахарин	55 000

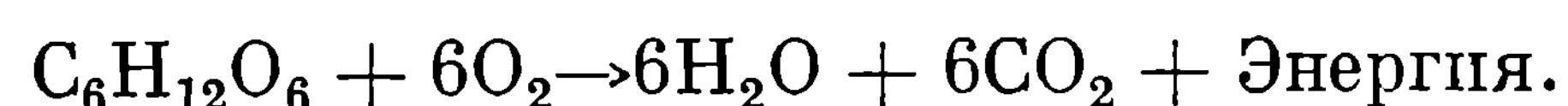
Углеводы, имеющие самые большие молекулы, — это полисахариды, в том числе крахмалы и целлюлоза, молекулы которых состоят

из большого числа моносахаридных группировок, либо соединенных в одну прямую длинную цепь (*амилоза*), либо образующих разветвленную структуру (*амилопектин*). Число молекул сахара, соединенных в одной молекуле крахмала, точно не известно, а кроме того, оно неодинаково в разных молекулах; поэтому формулу крахмала можно написать так: $(C_6H_{10}O_5)_x$, где x означает неизвестное большое число моносахаридных групп, объединенных в молекулу крахмала. Особые ферменты — *амилазы* — гидролизуют крахмал и другие полисахариды, расщепляя их сначала на более короткие цепочки из простых сахаров, а затем и на свободные моносахариды. Эти ферменты катализируют реакции, в которых молекулы воды как бы вклиниваются между моносахаридными остатками, разрывая ангидридные связи.

Крахмалы различаются между собой по числу и типу моносахаридных групп и являются обычными компонентами как растительных, так и животных клеток. Животный крахмал, называемый *гликогеном*, отличается от растительного чрезвычайно сильной разветвленностью молекулы (рис. 51) и большей растворимостью в воде. Растения накапливают углеводы в форме крахмалов, животные — в форме гликогена; накопить глюкозу как таковую невозможно, ибо ее небольшие молекулы диффундировали бы из клеток. Более крупные и менее растворимые молекулы крахмала и гликогена не проходят через плазматическую мембрану. У человека и других высших животных гликоген накапливается главным образом в печени и мышцах. Четыре фермента, действуя в определенной последовательности, легко превращают гликоген печени в глюкозу, которая затем доставляется кровью к другим частям тела.

Клетки большинства растений обладают прочными наружными стенками из *целлюлозы* — нерастворимого полисахарида, молекула которого, как и молекула крахмала, составлена из множества молекул глюкозы. Однако в молекуле крахмала последовательные молекулы глюкозы соединены α -гликозидными связями, а в молекуле целлюлозы они соединены β -гликозидными связями и не расщепляются ферментами, переваривающими крахмал. Целлюлоза имеет чрезвычайно большое практическое значение; она идет на изготовление бумаги, взрывчатых веществ, вискозы, целлюлоида, некоторых пластмасс, фотографических пленок, лаков.

В клетке углеводы играют главным образом роль легко мобилизуемого «топлива» для снабжения метаболических процессов энергией. Глюкоза в конечном счете расщепляется до углекислоты и воды с выделением энергии:



Некоторые углеводы, соединяясь с белками или липидами, образуют структурные компоненты клеток и их оболочек. *Рибоза* и *дезоксирибоза* — сахара, содержащие по 5 атомов углерода, — играют очень важную роль в качестве составных частей рибонуклеиновой (РНК) и дезоксирибонуклеиновой (ДНК) кислот.

Липиды (жиры). Истинные жиры тоже состоят из углерода, водорода и кислорода, но относительное содержание в них кислорода гораздо меньше, чем в углеводах. По своей консистенции жиры могут быть более или менее твердыми или жидкими; некоторые из них, например говяжье или свиное сало, при комнатной температуре твердые, другие же, как, например, оливковое масло или жир из печени трески, являются жидкими. Каждая молекула жира состоит из одной молекулы глицерина и трех молекул жирной кислоты; все такие нейтральные жиры, называемые *триглицеридами*, содержат глицерин, но различаются между собой по входящим в их состав жирным кислотам.

Жирные кислоты представляют собой длинные цепи из атомов углерода, имеющие на одном конце карбоксильную группу. Все природные жирные кислоты содержат четное число атомов углерода (в пальмитиновой кислоте их 16, в стеариновой 18). Жирные кислоты с одной или несколькими двойными связями называют *ненасыщенными*. Например, в олеиновой кислоте 18 атомов углерода и одна двойная связь (поэтому в ней на два атома водорода меньше, чем в стеариновой кислоте). Молекула

тристеаринглицерида ($C_{57}H_{110}O_6$) — жира, содержащегося в большом количестве в говяжьем сале, — состоит из трех молекул стеариновой кислоты и одной молекулы глицерина (рис. 52). Жиры, содержащие ненасыщенные

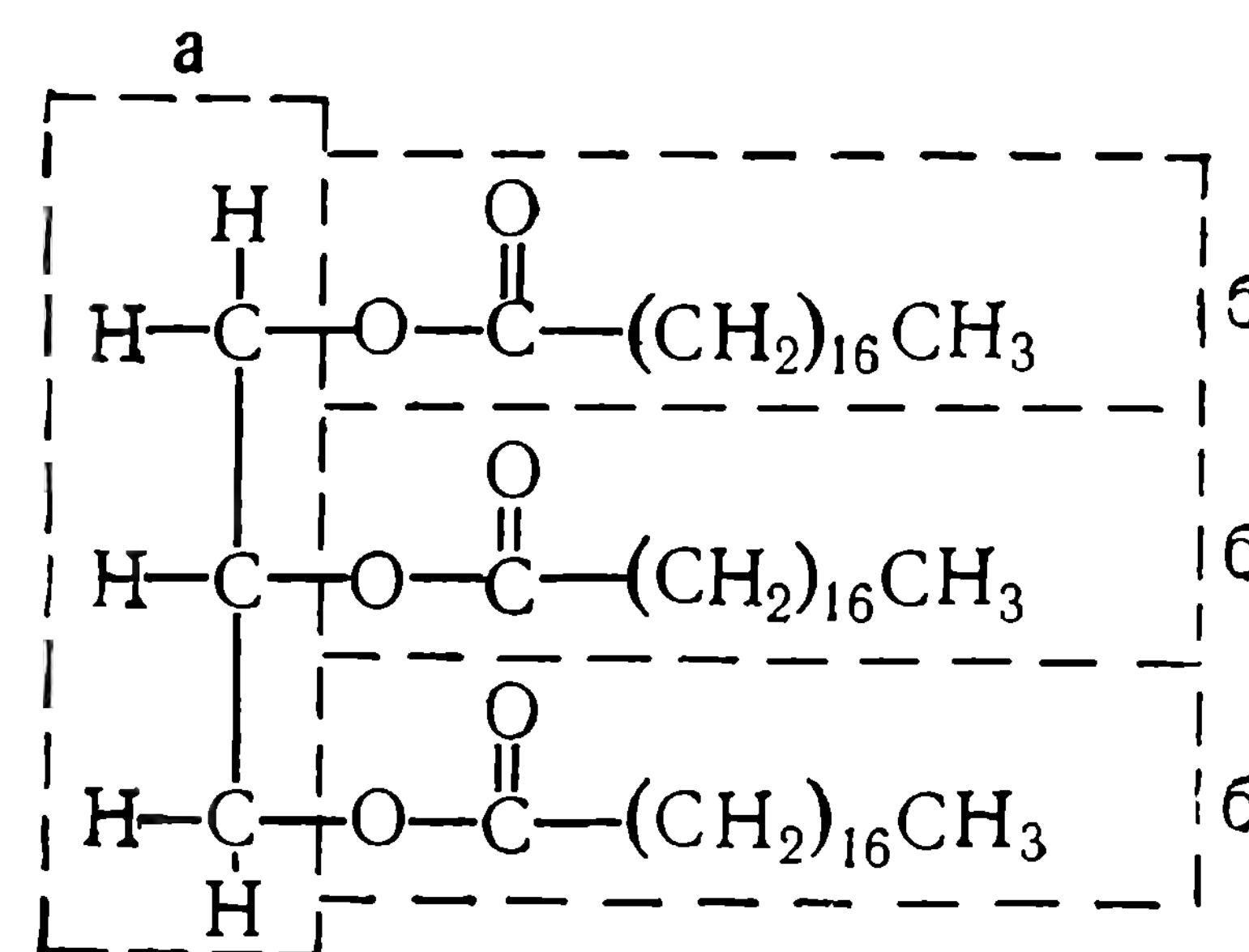
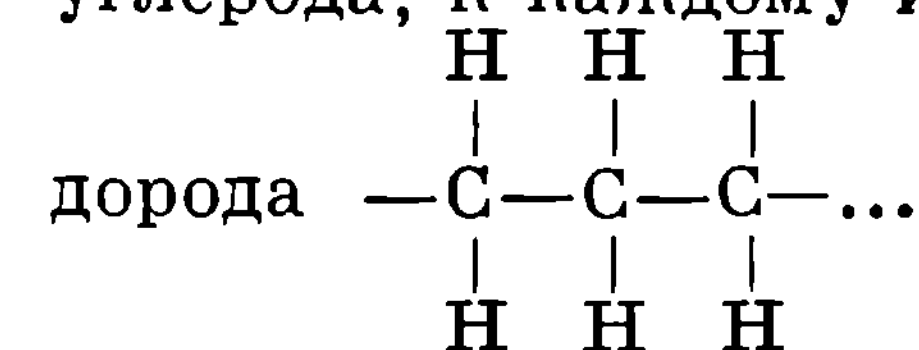


Рис. 52. Структурная формула тристеаринглицерида — жира, состоящего из глицерина (а) и трех молекул стеариновой кислоты (б).

В этой формуле $(CH_2)_{16}$ представляет собой цепь из 16 атомов углерода, к каждому из которых присоединено по два атома во-



жирные кислоты, при комнатной температуре обычно бывают жидкими, а насыщенные жиры, например тристеарин, — твердыми.

Жиры играют важную роль как источники энергии и как структурные компоненты клеток, особенно клеточных мембран. Гликоген и крахмал легко превращаются в глюкозу и используются в процессах обмена как источники энергии. Жиры дают в два с лишним раза больше энергии на 1 г, чем углеводы, и, таким образом, более экономичны как форма хранения запасов питательных веществ. Организм может превращать углеводы в жиры и сохранять запасы питательных веществ в этой форме (общеизвестно, что потребление крахмала и сахара способствует отложению жира в организме). Возможен, хотя и в незначительной степени, обратный процесс: превращение жиров или отдельных частей их молекулы в глюкозу и другие углеводы. Это было доказано в экспериментах: крысам или собакам скармливали или впрыскивали жирные кислоты или глицерин, меченные радиоактивным или тяжелым углеродом; затем выделили глюкозу из их крови и гликоген из печени и показали, что в молекулах этих веществ содержатся меченые углеродные атомы.

Жиры служат важными структурными элементами организма. Они являются существенными компонентами плазматической мембраны, окружающей каждую клетку, а также ядерной оболочки; миелиновые оболочки нерв-

ных волокон (рис. 41) тоже отличаются высоким содержанием липидов. У животных и человека жир откладывается в виде глобул в клетках жировой ткани. Слой этой ткани, лежащий непосредственно под кожей, служит для теплоизоляции, предохраняя организм от потери тепла. Женщины обладают в среднем более толстой подкожной жировой прослойкой, чем мужчины, и поэтому должны быть менее чувствительны к холоду. У китов, живущих в холодной воде и не имеющих волосяного покрова, развивается особенно толстый слой жира (ворвани) под кожей. Известное количество подкожного жира у человека необходимо не только для уменьшения потери тепла, но и для придания коже эластичности. Жировые отложения нельзя считать долговременными запасами питательных веществ, используемыми только в случае голодания; они непрерывно расходуются и восстанавливаются. Как показали исследования с мечеными жирными кислотами, у мышей за каждую неделю обновляется половина резервных жиров.

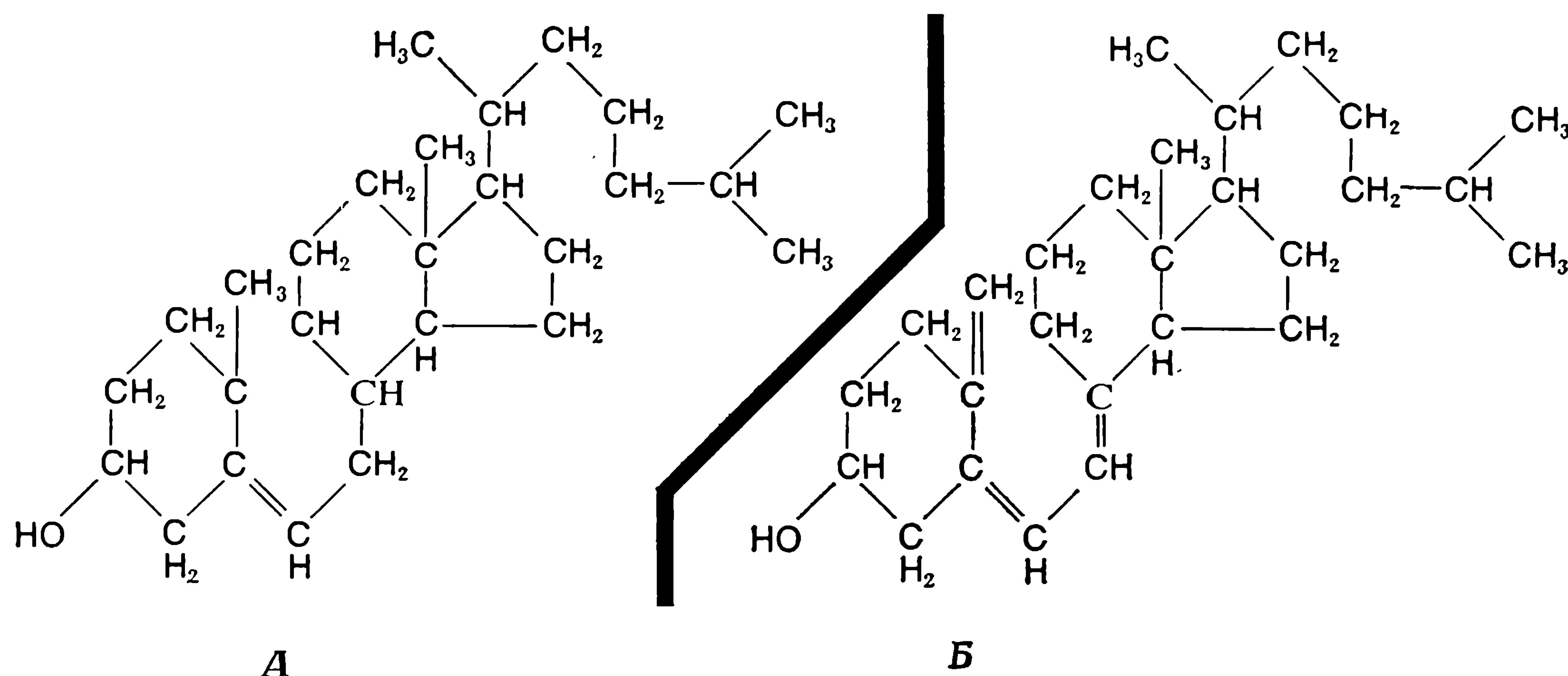
Кроме истинных жиров, состоящих из глицерина и жирных кислот, к группе липидов относятся много жироподобных веществ, которые могут содержать, помимо жирных кислот, также фосфор, холин и сахара. Это *фосфолипиды* — важные компоненты растительных и животных клеток вообще и нервных клеток в особенности. Та часть молекулы фосфолипида, которая состоит из жирной кислоты, гидрофобна, т. е. нерастворима в воде. Другая часть, состоящая из глицерина, фосфата и азотистого основания (например, холина), ионизируется и легко растворяется в воде. Поэтому в тонкой пленке молекулы фосфолипидов стремятся расположиться так, чтобы их полярная водорастворимая часть была направлена в одну сторону, а неполярная цепь жирной кислоты — в другую. По-видимому, именно такое расположение их лежит в основе трехслойной структуры элементарной мембраны, состоящей из двух слоев белка и промежуточного двойного слоя фосфолипида.

Растения содержат красные и желтые пигменты, называемые *каротиноидами*, которые мы рассматриваем в разделе о липидах потому, что они тоже нерастворимы в воде и имеют маслянистую консистенцию. Каротиноиды встречаются в клетках всех растений, от самых примитивных до высших. Они играют некоторую роль в фототропизме — ориентации растений по направлению к свету. Молекула одного из обычных каротиноидов — *каротина* — построена из двух шестичленных углеродных колец, соединенных длинной цепью из атомов

углерода, в которой чередуются одиночные и двойные связи. При расщеплении молекулы каротина на две половинки получается витамин А. Одно из производных витамина А, *ретилен*, содержится в клетках сетчатки глаза и обладает чувствительностью к свету. Под действием света ретилен претерпевает химическое изменение и таким образом участвует в первичном восприятии световых раздражителей. Поразительно, что фоторецепторы независимо выработались в процессе эволюции у трех различных групп животных — моллюсков, позвоночных и насекомых. У этих организмов не было общих предков, и, следовательно, их органы зрения имеют различное эволюционное происхождение. И тем не менее у представителей всех этих трех типов в процессе фоторецепции участвует одно и то же вещество — ретилен. В отличие от ряда других случаев наличие ретинена в глазу у перечисленных трех групп животных обусловлено не общностью их происхождения, а, вероятно, уникальной «приспособленностью» этого вещества для восприятия света.

Стероиды. Стероиды представляют собой сложные соединения, молекулы которых содержат атомы углерода, образующие четыре конденсированных кольца; три кольца образованы 6 углеродными атомами каждое, а четвертое содержит 5 атомов углерода (рис. 53). К стероидам, имеющим важное биологическое значение, относятся мужские и женские половые гормоны, гормоны коры надпочечников, соли желчных кислот, холестерин и витамин D. Холестерин — важный структурный компонент нервной и других тканей; кроме того, из него синтезируются стероидные гормоны, которые играют первостепенную роль в регуляции некоторых метаболических процессов.

Белки. Белки — это вещества, содержащие углерод, водород, кислород, азот и обычно также серу и фосфор. К белкам относятся все ферменты, некоторые гормоны и многие важные структурные компоненты клетки. Молекулы белков очень большие, они содержат тысячи атомов и их структура может быть чрезвычайно сложной. К типичным белкам относится *гемоглобин* — пигмент, придающий крови ее красный цвет. Некоторое представление о сложности молекулы гемоглобина может дать его формула: $C_{3032}H_{4816}O_{872}N_{780}S_8Fe_4$. Как ни велика эта молекула, она представляет собой белковую молекулу ниже средней величины. Значительную часть внутриклеточных белков составляют *ферменты*, или *энзимы*, — вещества, регулирующие скорость многочисленных процессов, протекающих в клетке.

Рис. 53. Структурные формулы холестерина (А) и витамина D₃ (Б)

Белковые молекулы состоят из более простых соединений — *аминокислот*. Сейчас известно около 35 видов различных аминокислот, обнаруженных при химическом расщеплении белков; существование примерно 25 из них подтверждено дальнейшими исследованиями.

Все 20 с лишним аминокислот, обычно встречающихся в белках, содержат аминогруппу ($-\text{NH}_2$) и карбоксильную группу ($-\text{COOH}$), но различаются своими боковыми цепями. У простейшей из аминокислот — *глицина* — роль боковой цепи играет атом H, а у аланина — группа CH_3 (рис. 54). Благодаря наличию аминогруппы аминокислота может выступать в роли основания и реагировать с кислотами; кислотная группа позволяет ей реагировать с основаниями. В растворе аминокислоты и белки играют роль *буферов*, т. е. противодействуют изменениям кислотности и щелочности. В молекулах белков аминокислоты соединены друг с другом *пептидными связями*; эти связи соединяют аминогруппу одной аминокислоты с карбоксильной группой другой (рис. 54). Так как каждый белок содержит сотни аминокислотных остатков, соединенных в определенном порядке, и характеризуется определенными количественными соотношениями между разными видами аминокислот, разнообразие белковых молекул в сущности неограниченно. Разработаны методы анализа, позволяющие определять точную последовательность аминокислот в молекуле белка. Первым белком, строение которого удалось выяснить, был *инсулин* — гормон поджелудочной железы, применяемый при лечении диабета (рис. 55). Первым ферментным белком, для которого была

установлена точная последовательность аминокислот, явилась *рибонуклеаза* — пищеварительный фермент, выделяемый поджелудочной железой. В каждом отдельном белке содержатся не все аминокислоты, которые вообще встречаются в белках.

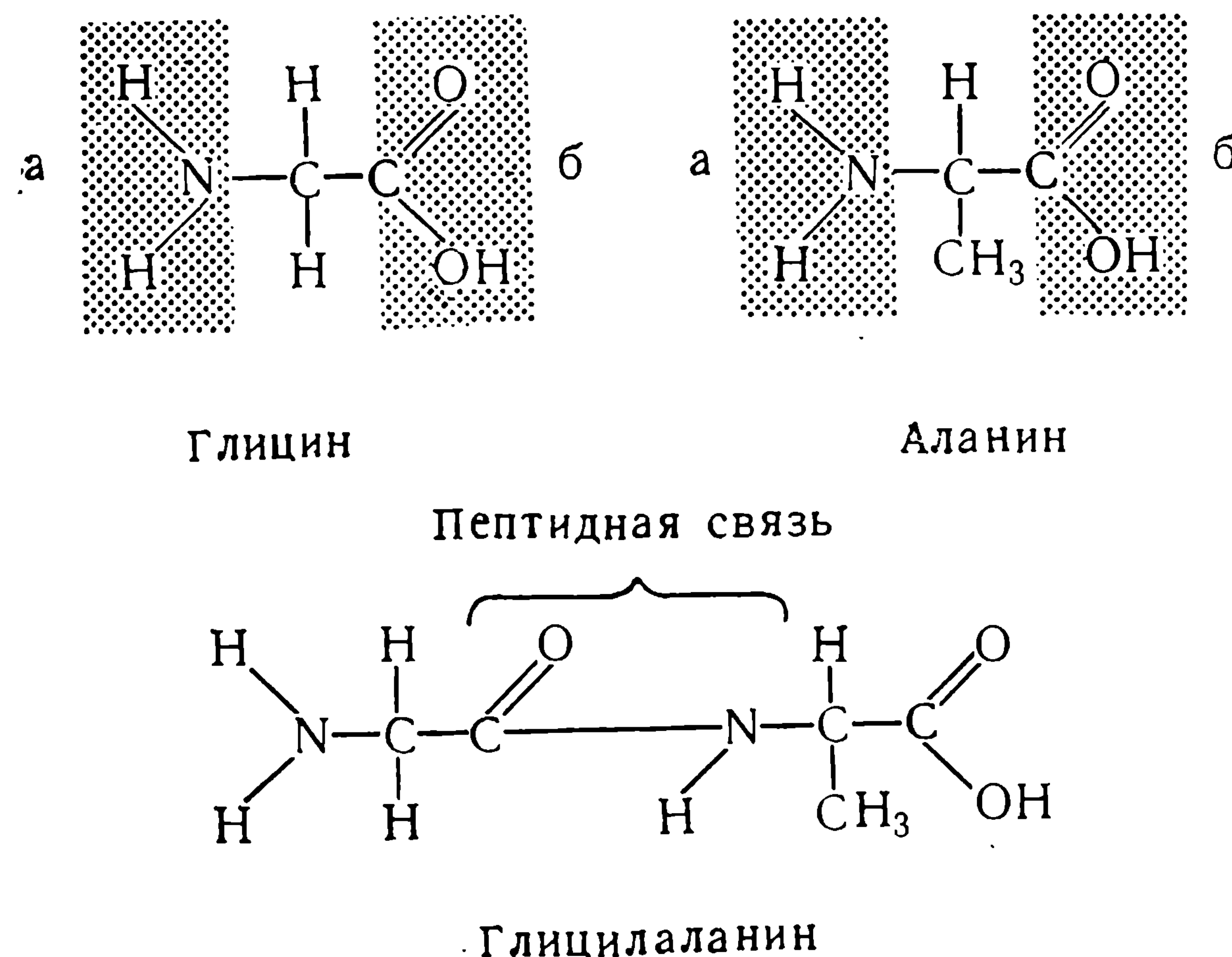
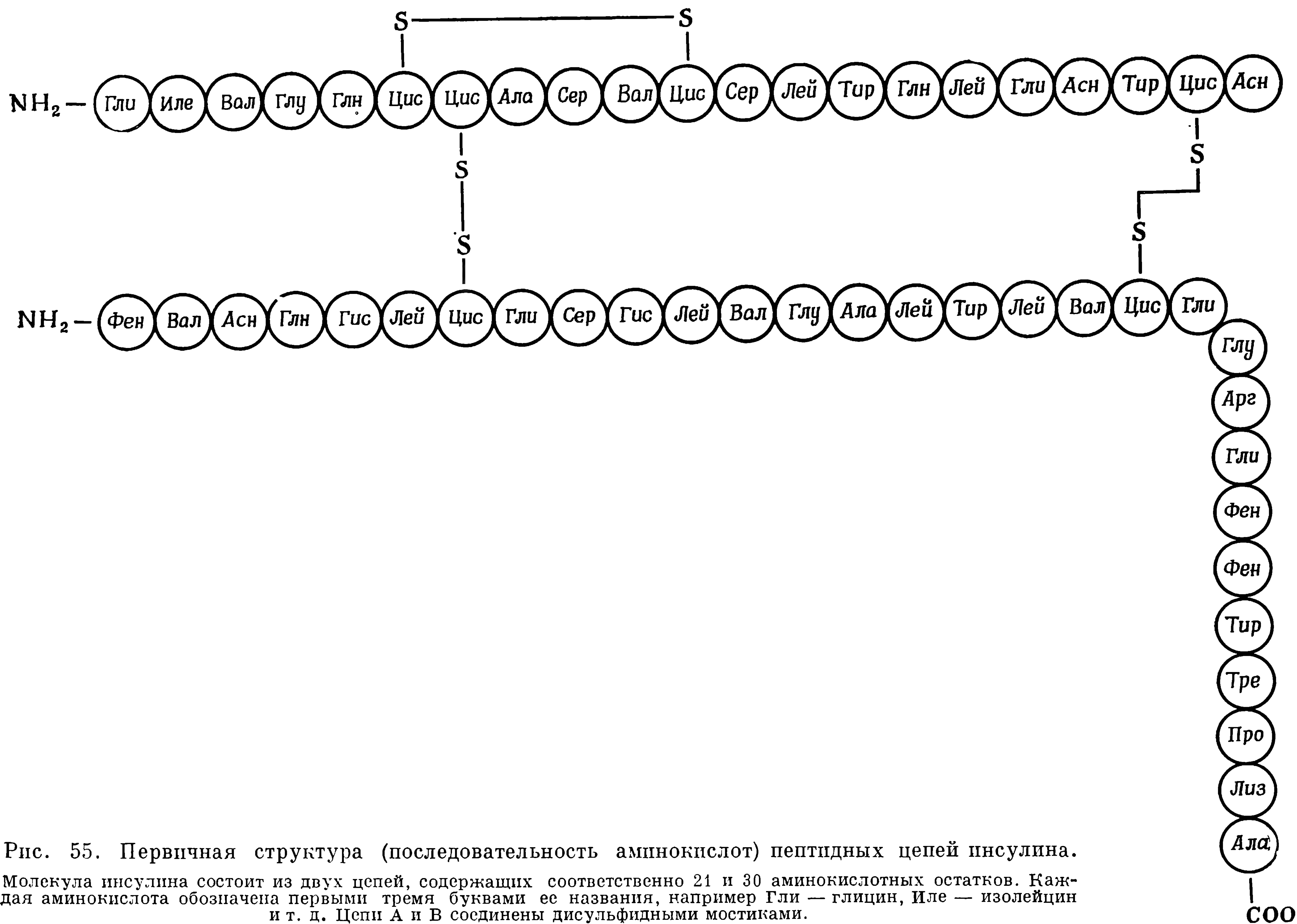


Рис. 54. Структурные формулы аминокислот глицина и аланина.

Между аминогруппой (а) и кислотной (карбоксильной) группой (б) может образоваться пептидная связь; при этом освобождается молекула воды и образуется глицилаланин.

В белковой молекуле можно выделить несколько уровней организации. Первый уровень — это так называемая *первичная структура*, т. е. последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Как мы увидим, она в свою очередь определяется последовательностью



нуклеотидов в РНК и ДНК клеточного ядра. Второй уровень организации белковой молекулы (*вторичная структура*) создается в результате свертывания полипептидной цепи в спираль или какую-нибудь иную правильную конфигурацию. В молекуле белка полипептидные цепи обычно лежат не в одной плоскости, а свернуты так, что образуют трехмерную структуру. Один из обычных видов вторичной структуры — α -спираль, в которой основная полипептидная цепь закручена в форме винта. α -Спираль имеет весьма правильную геометрическую форму, на каждый ее виток приходится 3,6 аминокислотного остатка. Спиральная структура определяется и поддерживается водородными связями, которые образуются между аминокислотными остатками, лежащими в смежных витках спирали. В глобулярных белках имеется еще и третий уровень организации, поскольку пептидная цепь свертывается в «клу-

бок». Здесь тоже между различными участками пептидной цепи возникают слабые связи (водородные, электростатические, гидрофобные), так что цепь укладывается совершенно определенным образом и молекула в целом приобретает специфическое строение. В формировании этой *третичной структуры* многих белков важную роль играют также ковалентные связи, чаще всего дисульфидные ($-S-S-$). Биологическая активность белка в значительной степени зависит от специфической третичной структуры, поддерживаемой этими связями.

Нагревание белка и обработка его многими химическими веществами ведут к разрушению третичной структуры; пептидные цепи расправляются, их упорядоченность нарушается и белок утрачивает свою биологическую активность. Такого рода изменение называют *денатурацией*.

В каждой клетке имеются сотни разных белков, причем клетки каждого типа содержат некоторые белки, свойственные только им одним. Установлено, что каждый вид растений и животных обладает определенными белками, не встречающимися ни у каких других видов. Степень различия между белками двух видов зависит от степени эволюционного родства между ними. Чем слабее родственные связи между организмами, тем менее сходны их белки. В результате взаимодействия несходных белков ткань животного одного вида, пересаженная животному другого вида, обычно не приживляется, а дегенерирует и отторгается. Даже при пересадках между особями одного вида ткань обычно не приживляется; успешными бывают лишь пересадки между генетически идентичными донорами и реципиентами — однояйцовыми близнецами или представителями линий, полученных путем тесного инбридинга.

Чистые аминокислоты, выделенные из белков, имеют сладкий вкус. (Однонатриевый глутамат представляет собой соль глутаминовой кислоты — аминокислоты, играющей очень важную роль в метаболизме. Эту соль широко используют в кулинарии для придания пищевым блюдам «мясного» вкуса.) Белки съеденной пищи расщепляются на аминокислоты и только после этого всасываются в кровь. Затем кровь разносит их во все части тела, где они используются для построения белков или расщепляются для получения энергии. Когда человек съедает бифштекс, содержащиеся в этом бифштексе бычьи белки перевариваются и расщепляются на составляющие их аминокислоты. Затем эти аминокислоты используются для построения белков, свойственных человеческому организму.

Хотя белки в организме играют главным образом роль структурных компонентов протоплазмы и функциональных составных частей ферментов и некоторых гормонов, они могут использоваться и в качестве источника энергии. В этом случае аминокислоты сначала теряют свои аминокислотные группы в результате ферментативной реакции, называемой *дезаминированием*. Аминокислотная группа реагирует с другими веществами с образованием *мочевины*, в виде которой и выделяется. Остаток молекулы аминокислоты может быть превращен через ряд промежуточных этапов в глюкозу, которая либо немедленно используется в качестве источника энергии, либо откладывается в форме гликогена или жира.

Сведения о превращении белков в углеводы и в жиры были получены в опытах с веществ-

вами, меченными изотопами углерода, водорода и азота. При длительном голодании, после того как гликоген и резервные жиры израсходованы, в качестве источника энергии могут использоваться клеточные белки. Клетки человека (и животные клетки вообще) способны синтезировать некоторые (но не все) аминокислоты при наличии подходящих исходных материалов. Те аминокислоты, которые не могут синтезироваться в организме, животное должно получать прямо или косвенно из растений, которые оно поедает, или, может быть, из бактерий, обитающих в кишечнике.

Растения способны синтезировать из более простых веществ все аминокислоты. Те аминокислоты, которые животные не могут синтезировать и должны получать из растений, называются *незаменимыми* аминокислотами. Такое название не означает, что эти аминокислоты более важны для построения белков, чем любые другие; они просто должны обязательно содержаться в пище, так как не могут быть синтезированы организмом.

Нуклеиновые кислоты. Нуклеиновые кислоты — это сложные соединения, молекулы которых крупнее молекул большинства белков и содержат углерод, кислород, водород, азот и фосфор. Они были впервые выделены Мишером в 1870 году из ядер клеток, находящихся в гное; их название обусловлено тем, что они обладают кислотными свойствами и впервые были идентифицированы в клеточных ядрах (ядро по-латыни *nucleus*). Долгое время полагали, что существует только две нуклеиновые кислоты: одна, содержащая сахар рибозу и называемая *рибонуклеиновой кислотой (РНК)*, и другая, содержащая сахар дезоксирибозу и называемая *дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК)*. В настоящее время обнаружено много различных видов РНК и ДНК, различающихся деталями своего строения и своей ролью в обмене веществ. ДНК содержится в хромосомах клеточного ядра, а также (в гораздо меньшем количестве) в митохондриях и хлоропластах. Она служит главным носителем генетической информации. РНК содержится в ядре (ее особенно много в ядрышке), в рибосомах и — в меньших количествах — в других частях клетки.

Нуклеиновые кислоты состоят из компонентов, называемых *нуклеотидами*. Каждый нуклеотид содержит азотистое основание, пятиуглеродный сахар (пентозу) и фосфорную кислоту. Входящие в нуклеиновые кислоты азотистые основания делятся на два типа: пурины и пиримидины (рис. 56). РНК содержит пуриновые основания *аденин* и *гуанин* и пи-

римидиновые основания *цитозин* и *урацил*; кроме того, в ее состав входят рибоза и фосфорная кислота. ДНК также содержит аденин, гуанин и цитозин, а в качестве второго пиримидинового основания *тимин*; кроме того, в нее входят дезоксирибоза и фосфорная кислота. Молекулы нуклеиновых кислот построены из линейных цепей нуклеотидов, соединенных

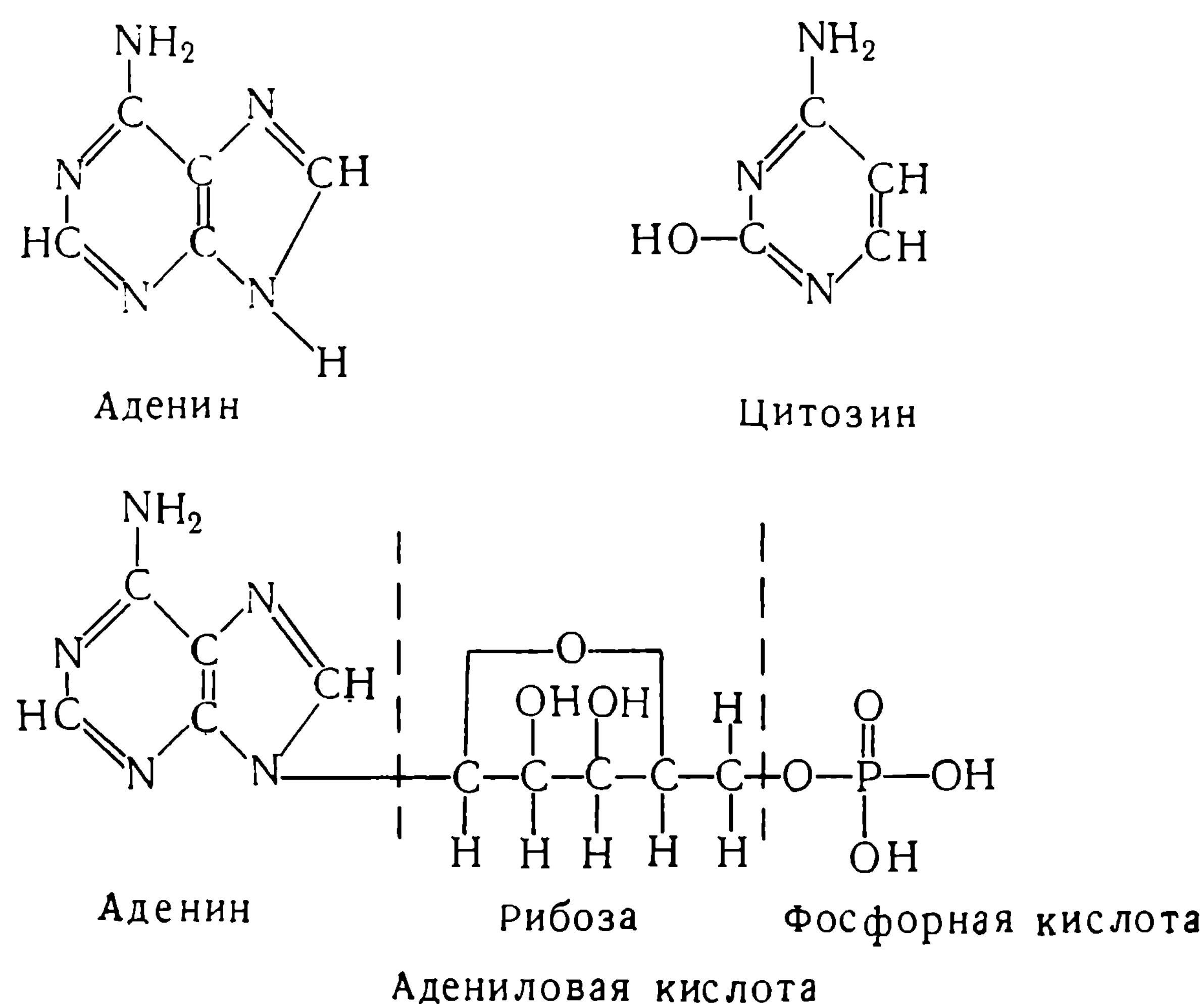


Рис. 56. Структурные формулы аденина (пурбиное основание), цитозина (пиримидиное основание) и адениловой кислоты (нуклеотид).

эфирной связью между сахаром одного нуклеотида и фосфорной кислотой другого (рис. 57). Специфичность нуклеиновой кислоты определяется последовательностью расположения в ее цепи нуклеотидов четырех типов; например, участок молекулы ДНК может быть представлен последовательностью нуклеотидов ЦЦГАТТА, где Ц — цитозин, Г — гуанин, А — аденин и Т — тимин.

В настоящее время известно множество фактов, свидетельствующих о том, что ДНК определяет специфичность и химические свойства *генов* — единиц наследственности. Существует несколько типов РНК, каждый из которых играет особую роль в биосинтезе специфических белков клетки (гл. VII).

Нуклеотиды и коферменты. Совершенно иные функции выполняют в клетке некоторые моно- и динуклеотиды — вещества, близкие по своей структуре к компонентам нуклеиновых кислот. В состав каждого из них входят: фосфорная кислота, рибоза и пуриновое или пиримидиновое основание. Каждое из этих оснований может образовать нуклеозидтрифосфат, в котором последовательно соединены основание, сахар и три фосфатные группы. *Аденозинтрифосфат* (АТФ), состоящий из аденина, ри-

бозы и трех остатков фосфата, играет важнейшую роль как своего рода «энергетическая валюта» всех клеток. В его молекуле две концевые фосфатные группы присоединены к нуклеотиду *макроэргическими* (т. е. богатыми энергией) связями, которые обозначаются символом ~Ф. Биологически полезная энергия этих связей может передаваться другим молекулам; большая часть химической энергии клетки запасается в форме макроэргических фосфатных связей АТФ и может использоваться клеткой при переносе фосфатной группы на другую молекулу. *Гуанозинтрифосфат* (ГТФ) необходим на некоторых этапах синтеза белков, *уридинтрифосфат* (УТФ) — на некоторых этапах углеводного обмена, а *цитидинтрифосфат* (ЦТФ) — для синтеза жиров и фосфолипидов. Трифосфаты всех четырех нуклеотидов нужны для синтеза РНК, а четыре соответствующих нуклеозидтрифосфата, содержащие дезоксирибозу, — для синтеза ДНК.

Перечень нуклеотидов, играющих важную роль в метаболических процессах, завершают НАД, НАДФ и ФАД. *Никотинамидадениндинуклеотид* (НАД), называемый также дифосфопиридиннуклеотидом (ДПН), состоит из никотинамида, рибозы и фосфата, присоединенных к адениннуклеотиду (состоящему из фосфата, рибозы и аденина). НАД имеет первостепенное значение как первичный акцептор электронов и водорода в окислительных реакциях, протекающих внутри клетки. Ферменты *дегидрогеназы* отнимают электроны и водород от молекул таких веществ, как, например, молочная кислота, и переносят их на НАД, который в свою очередь передает их другим акцепторам электронов. Для некоторых других ферментов акцептором электронов и водорода служит *никотинамидадениндинуклеотидфосфат* (НАДФ), называемый также трифосфопиридиннуклеотидом (ТПН). Он отличается от НАД только тем, что имеет третью фосфатную группу, присоединенную к рибозе адениннуклеотида. *Флавинадениндинуклеотид* (ФАД) (состоящий из соединенных в цепочку рибофлавина, рибита, двух фосфатных групп, рибозы и аденина) служит акцептором водорода и электронов для некоторых других дегидрогеназ. Следует особо отметить, что в состав этих динуклеотидов входят витамины — никотинамид и рибофлавин. Такие вещества, как НАД, НАДФ и ФАД, называются *коферментами*; они необходимы для функционирования определенных ферментных систем, но очень непрочны связаны с молекулой фермента и легко отщепляются от нее. Присоединяя электроны и атомы водорода, они переходят из окисленной

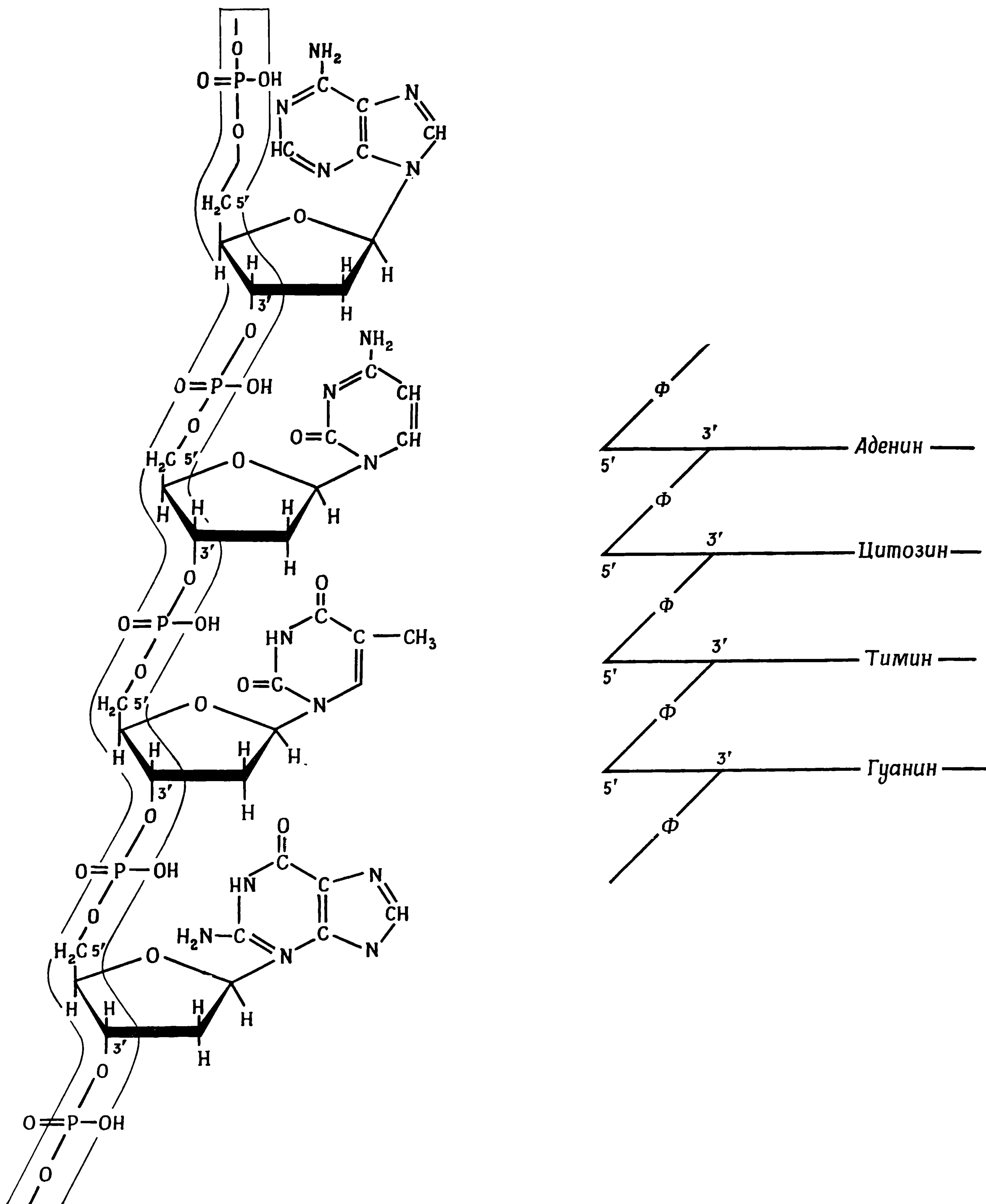


Рис. 57. Участок полинуклеотидной цепи ДНК.

Фосфатные группы образуют мостики, соединяющие атом 3' одного остатка дезоксирибозы с атомом 5' следующего, так что получается непрерывная цепь.

формы в восстановленную; например, окисленная форма НАД (ее сокращенно обозначают через $НАД^+$) превращается в восстановленную [сокращенно обозначается $НАД \cdot H$; поскольку при восстановлении один протон освобождает-

ся, восстановленную форму иногда обозначают также через $НАД \cdot H(\div H^+)$]. Передав электроны следующему акцептору в цепи дыхательных ферментов, кофермент снова переходит в окисленную форму.

ГЛАВА IV

БИОЭНЕРГЕТИКА

Материя и энергия во вселенной связаны знаменитым уравнением Эйнштейна $e = mc^2$, где e — энергия, m — масса, c — скорость света, представляющая собой постоянную величину. Уравнение Эйнштейна дает теоретическое обоснование процесса превращения материи в энергию, происходящего в атомной бомбе или ядерном реакторе. Однако в привычной повседневной обстановке материя и энергия разделены и разграничены. *Материя* занимает определенное пространство и обладает массой, а энергия — это способность вызывать изменения материи или приводить ее в движение, т. е. способность производить работу. *Энергия*, определяемая как способность производить работу, может быть тепловой, световой, электрической, механической или химической. Физики различают *потенциальную энергию*, т. е. способность производить работу, определяемую положением или состоянием тела, и *кинетическую энергию*, т. е. энергию движения. Камень, лежащий на вершине холма, обладает потенциальной энергией, определяемой его положением; если камень скатывается с холма, его потенциальная энергия превращается в кинетическую.

36. ПРЕВРАЩЕНИЯ ЭНЕРГИИ

Нескончаемый поток энергии в клетке, поток энергии от одной клетки к другой или от одного организма к другому и составляет сущность жизни. Живые клетки обладают сложными и эффективными системами для превращения одного вида энергии в другой. Превращения энергии происходят главным образом в двух структурах — в хлоропластах, имеющих у зеленых растений, и в митохондриях, имеющих в клетках как растений, так и животных. Изучением превращений энергии в живых организмах занимается *биоэнергетика*.

В живом мире различают три основных вида превращения энергии (рис. 58):

1. Лучистая энергия солнечного света улавливается имеющимся в зеленых растениях зеленым пигментом хлорофиллом и превращается в процессе так называемого фотосинтеза

в химическую энергию, которая используется для синтеза из двуокиси углерода и воды углеводов и других сложных молекул. Энергия солнечного света, представляющая собой одну из форм кинетической энергии, превращается таким образом в один из типов потенциальной энергии. Химическая энергия запасается в молекулах углеводов и других питательных веществ в форме энергии связей между входящими в их состав атомами.

2. Химическая энергия углеводов и других молекул превращается в процессе *клеточного дыхания* в биологически доступную энергию макроэргических фосфатных связей. Такого рода превращения энергии осуществляются в митохондриях.

3. Превращение энергии, происходящее при использовании клеткой химической энергии этих фосфатных связей для работы: механической работы — при мышечном сокращении, электрической работы — при передаче нервного импульса, осмотической работы — при передвижении молекул против градиента концентраций, химической работы — при синтезе молекул в процессе роста. Часть энергии при этом теряется, рассеиваясь в форме тепла. Растения и животные выработали в процессе эволюции весьма эффективные *преобразователи энергии* для осуществления этих процессов, а также весьма тонкие регуляторные системы, дающие клетке возможность приспосабливаться к изменениям окружающих условий.

Область физики, рассматривающая энергию и ее превращения, носит название *термодинамики*. В ее основе лежит несколько простых принципов, приложимых к любым химическим процессам, где бы они ни происходили — в живых или в неживых системах.

В экспериментально регулируемых условиях можно измерить и сопоставить количество энергии, поступающей в любую систему и выходящей из нее. При этом всегда оказывается, что энергия не создается и не исчезает, а лишь переходит из одной формы в другую. В этом состоит первый закон термодинамики, который иногда называют *законом сохранения энергии*: общее количество энергии в любой изолирован-

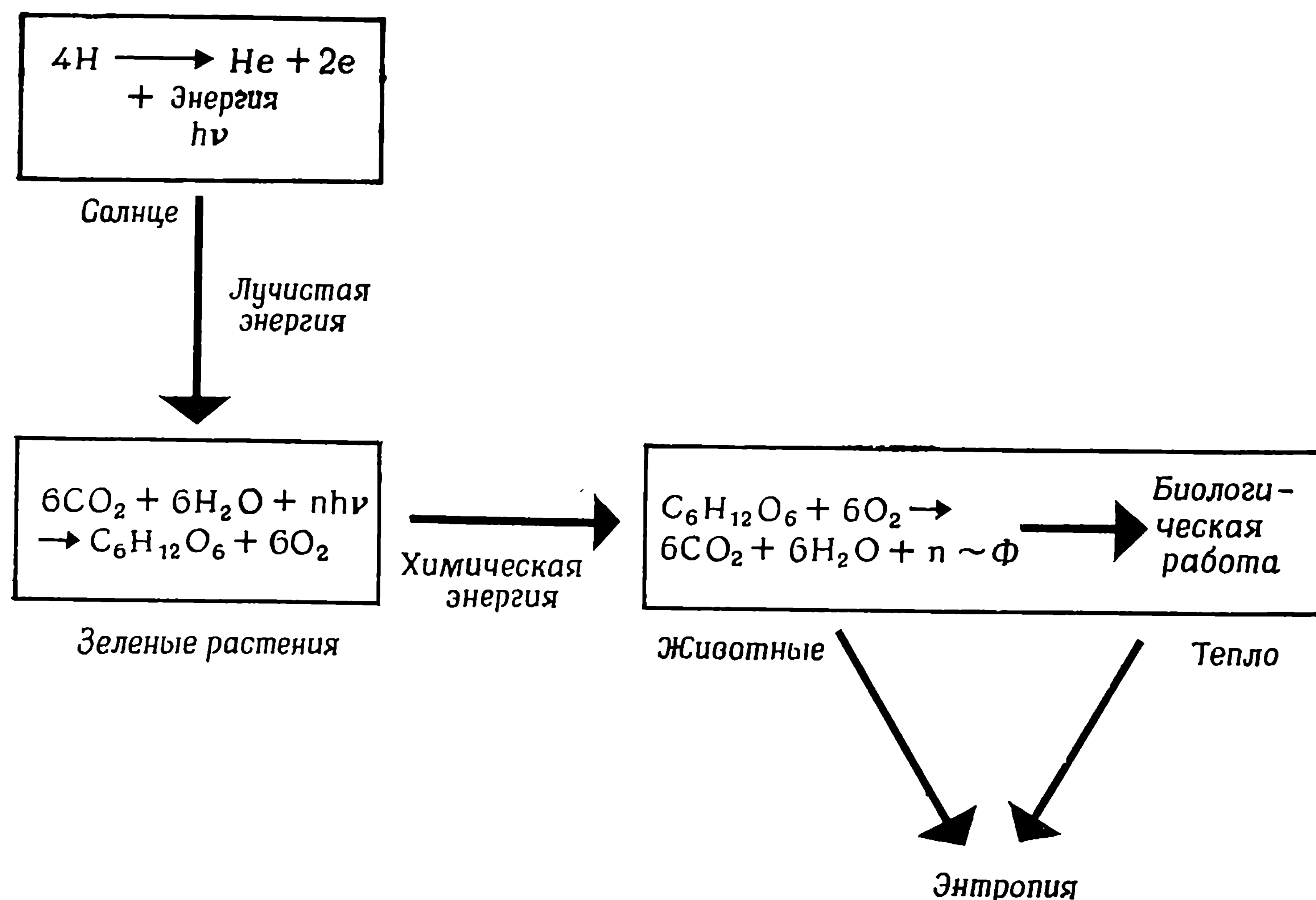


Рис. 58. Превращения энергии в живом мире.

1) Лучистая энергия солнечного света в процессе фотосинтеза превращается в химическую энергию связей органических соединений; 2) химическая энергия органических соединений в процессе клеточного дыхания превращается в биологически доступную энергию (макроэргические фосфатные связи АТФ и других соединений); 3) химическая энергия макроэргических фосфатных связей используется в клетках, производя механическую, электрическую, осмотическую или химическую работу.

ной системе остается постоянным. Если данная система претерпевает изменения, переходя из исходного состояния в конечное, это может сопровождаться поглощением энергии из окружающей среды или, напротив, выделением энергии в среду. Различие между содержанием энергии системы в ее исходном и конечном состояниях точно соответствует изменению содержания энергии в окружающей среде. Теплота — это та форма энергии, в которой ее наиболее удобно измерять. Почти все физические или химические процессы сопровождаются выделением тепла в окружающую среду или поглощением тепла извне. Процесс, протекающий с выделением тепла, называется *экзотермическим*. Процесс, протекающий с поглощением тепла извне, называется *эндотермическим*. Во многих созданных человеком механизмах энергия чаще всего переносится в виде тепла. Однако в биологических системах дело обстоит иначе — по той простой причине, что живые организмы в основном *изотермичны*: температура отдельных частей клетки или отдельных клеток ткани примерно одинакова. Иначе говоря, клетки действуют иначе, чем тепловая машина; в них не происходит переноса тепла от более теплой части тела к более холодной, т. е. по градиенту температуры.

Второй закон термодинамики можно кратко сформулировать следующим образом: «Энтропия вселенной возрастает». *Энтропия* — это неупорядоченное состояние внутренней

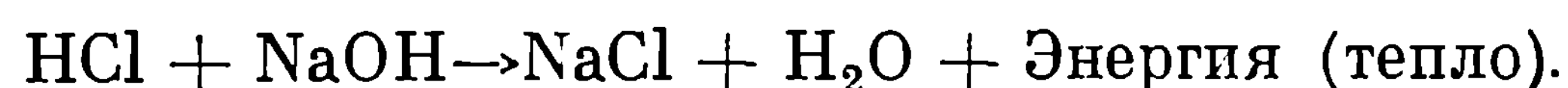
энергии (которая не способна производить работу). Второй закон можно выразить и иначе: «Физические и химические процессы в замкнутой системе происходят таким образом, что энтропия системы стремится к максимуму». Следовательно, энтропия — это мера хаотичности или неупорядоченности. Поскольку почти все превращения энергии сопровождаются потерей некоторого количества тепла, обусловленной беспорядочным движением молекул, энтропия окружающей среды при этом повышается. Живые организмы и составляющие их клетки высокоорганизованы и поэтому их энтропия невелика. Они сохраняют это «низкоэнтропийное» состояние за счет повышения энтропии внешней среды. Когда мы едим конфеты и превращаем содержащуюся в них глюкозу в двуокись углерода и воду, которые выделяются во внешнюю среду, мы повышаем энтропию среды. Стремление к состоянию с максимальной энтропией — движущая сила всех процессов. Выделение организмом тепла или поглощение тепла из окружающей среды приводит систему организм — среда к состоянию с максимальной энтропией.

Кроме того, имеется так называемая *свободная энергия*. Ее можно рассматривать как ту часть общей энергии системы, которая способна производить работу в изотермических условиях. Энтропия и свободная энергия связаны известной зависимостью; увеличение энтропии при необратимом процессе сопровож-

дается уменьшением количества свободной энергии. Все физические и химические процессы протекают с уменьшением свободной энергии до тех пор, пока не достигается состояние равновесия, при котором свободная энергия системы минимальна, а энтропия максимальна. Свободная энергия — это полезная энергия, а энтропия служит мерой энергии, которую уже нельзя использовать.

37. ХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

Химическая реакция представляет собой изменение, затрагивающее молекулярную структуру одного или нескольких веществ; при этом одно вещество, обладающее характерными свойствами, превращается в другое, с новыми свойствами, и это сопровождается выделением или поглощением энергии. При реакции соляной кислоты с основанием, например едким натром, образуются вода и соль, в данном случае хлористый натрий. В этом процессе освобождается энергия в виде тепла. Химические свойства HCl и NaOH весьма сильно отличаются от свойств H₂O и NaCl. На языке химии знак «плюс» ставится между символами реагирующих веществ (HCl и NaOH) и символами продуктов реакции (H₂O и NaCl), а стрелка указывает направление реакции:



Обратите внимание на то, что число атомов каждого элемента слева и справа от стрелки одинаково, т. е. в процессе химической реакции атомы не разрушаются и не создаются, а только меняют своих партнеров. В этом проявляется закон сохранения материи.

Большинство химических реакций обратимо, что выражается двойной стрелкой. Будет ли протекать та или иная реакция и в каком направлении она будет идти, зависит от многих факторов, в частности от энергетических отношений между участвующими в реакции веществами, относительных концентраций этих веществ и их растворимости.

Каждая реакция характеризуется константой K , называемой константой термодинамического равновесия. Эта константа выражает состояние химического равновесия, достигаемого системой. Для реакции $A + B \rightleftharpoons C + D$ константа равновесия $K = [C] \cdot [D] : [A] \cdot [B]$. Константа равновесия не подвергается изменениям, ее величина определяется стремлением компонентов реакции достигнуть максимальной для системы энтропии или минимальной свободной энергии. Математически связь константы равновесия с изменениями свободной

энергии компонентов реакции выражается формулой $\Delta G = -RT \ln K$, где R — газовая постоянная, T — абсолютная температура, $\ln K$ — натуральный логарифм константы равновесия. Символ ΔG обозначает стандартное изменение свободной энергии, т. е. увеличение или уменьшение свободной энергии (в калориях) при превращении одного моля¹ реагирующего вещества в один моль продукта. Рассмотрение этого уравнения показывает, что при высоком значении константы равновесия K величина стандартного изменения свободной энергии ΔG оказывается отрицательной. Подобного рода реакция сопровождается уменьшением свободной энергии. Если же константа равновесия очень мала, реакция не сдвигается значительно к своему завершению и изменение свободной энергии оказывается положительным. Для превращения 1 моля реагирующего вещества в 1 моль продукта необходимо снабдить систему энергией. Если константа равновесия равна 1, то изменение свободной энергии равно нулю и реакция легко обратима.

Как измерить константу равновесия и изменение свободной энергии биохимической реакции? В клетке реакция взаимопревращения глюкозо-1-фосфата и глюкозо-6-фосфата катализируется ферментом *фосфоглюкомутазой*. К системе с тщательно измеренным количеством глюкозо-1-фосфата добавляют адекватное количество фермента и определяют содержание глюкозо-1- и глюкозо-6-фосфата в реакционной смеси до тех пор, пока оно не перестанет изменяться, т. е. до установления равновесия. В состоянии равновесия содержание глюкозо-6-фосфата в 19 раз превышает содержание глюкозо-1-фосфата; следовательно, константа равновесия K равна 19. Подставляя это число в уравнение $\Delta G = -RT \ln K$, получаем $\Delta G = -1745$ кал на 1 моль. Таким образом, превращение 1 моля глюкозо-1-фосфата в 1 моль глюкозо-6-фосфата при 25° С сопровождается уменьшением свободной энергии на 1745 кал.

Скорость химической реакции зависит от ряда факторов, одним из которых является температура. Поэтому следует всегда указывать, при какой температуре происходила реакция. При повышении температуры на 10° С скорость большинства реакций возрастает примерно вдвое. Это относится и к реакциям, протекающим в пробирке, и к биохимическим процессам, протекающим в организме, что указывает на отсутствие принципиального раз-

¹ Моль, или грамм-молекула, вещества — это количество данного вещества, равное его молекулярной массе в граммах. Так, 1 моль глюкозы равен 180 г глюкозы.

личия между химическими реакциями в живых существах и реакциями, происходящими в неживой природе. Наличие или отсутствие в системе фермента или какого-либо другого катализатора не влияет ни на величину константы равновесия K , ни на изменение свободной энергии ΔG . Ферменты и другие катализаторы лишь повышают скорость, с которой система приближается к равновесию, но они не могут сдвинуть точку равновесия. При изучении биологических систем за единицу энергии чаще всего принимают *калорию*, которая соответствует количеству тепла, необходимого для того, чтобы нагреть 1 кг воды на 1°C (точнее говоря, от $14,5$ до $15,5^\circ\text{C}$). Другие формы энергии — световую, химическую, электрическую, механическую (кинетическую или потенциальную) — можно превратить в тепловую и измерить по повышению температуры воды. Реакции, характеризующиеся высокой константой равновесия K и отрицательной величиной стандартного изменения свободной энергии ΔG , называются *экзергоническими*. Реакция с очень низкой константой равновесия и, следовательно, с положительной величиной стандартного изменения свободной энергии не протекает спонтанно и не завершается при стандартных условиях без притока энергии извне. Такие процессы называются *эндергоническими*. В биологических системах эндергонические процессы должны быть сопряжены с экзергоническими таким образом, чтобы эндергонические процессы получали необходимую для своего течения энергию от экзергонических процессов. В подобного рода сопряженных системах эндергонический процесс может осуществляться только при условии, что уменьшение свободной энергии сопряженного с ним экзергонического процесса превышает прирост свободной энергии данного эндергонического процесса.

38. КАТАЛИЗ

Многие вещества, которые в живых клетках быстро подвергаются обменным превращениям, поразительно инертны вне организма. Раствор глюкозы можно неопределенно долгое время хранить в бутылке, если предотвратить попадание в него бактерий и плесневых грибов; чтобы разрушить глюкозу, ее необходимо подвергнуть действию высокой температуры, сильных кислот или щелочей. В живых клетках такие сильные воздействия невозможны. Поэтому осуществление в клетке химических реакций происходит с помощью так называемых *ферментов* — веществ, принадлежащих к классу катализаторов.

Катализатор — это вещество, которое регулирует скорость химической реакции, но не оказывает влияния на положение равновесия реакции и не расходуется в процессе реакции. Почти каждое вещество может служить катализатором для той или иной реакции. Например, вода служит отличным катализатором для реакции между чистым сухим газообразным водородом и газообразным хлором, приводящей к образованию хлористого водорода.

Тонкие порошки металлов — железа, никеля, платины, палладия и других — широко применяются в качестве катализаторов в производственных процессах, например при гидрогенизации хлопкового масла для приготовления маргарина или при крекинге нефти для получения бензина. Поскольку катализатор может использоваться многократно, очень небольшого его количества достаточно для ускорения реакции между огромными количествами веществ.

Для любой химической реакции, даже экзергонической с отрицательной величиной ΔG , существует энергетический барьер, который должен быть преодолен, прежде чем сможет начаться реакция. Этот энергетический барьер называется *энергией активации*. В любой популяции молекул одни молекулы обладают сравнительно высокой энергией, другие — более низкой, образуя нормальную кривую распределения. Вступать в реакцию, приводящую к образованию определенного продукта, могут только молекулы с относительно высоким содержанием энергии. Для ускорения реакции нужно повысить энергию у большей части молекул в популяции, с тем чтобы преодолеть энергетический барьер. Этого можно достигнуть, нагревая реакционную смесь. Поглощенное молекулами тепло повышает их внутреннюю энергию, тем самым увеличивая вероятность столкновения и реакции между ними. Преодолеть энергетический барьер можно и другим путем — добавлением катализатора. При этом уменьшается энергия активации данной реакции, и в результате доля молекул, способных реагировать в каждый данный момент, возрастает (рис. 59). Катализатор осуществляет эти изменения путем образования нестойкого промежуточного комплекса с субстратом; затем этот комплекс распадается на продукт реакции и свободный катализатор, который, таким образом, может вступать во взаимодействие с другой молекулой реагирующего вещества.

Ферменты — это белковые катализаторы, синтезируемые живыми клетками. Они регулируют скорость и специфичность тысяч хими-

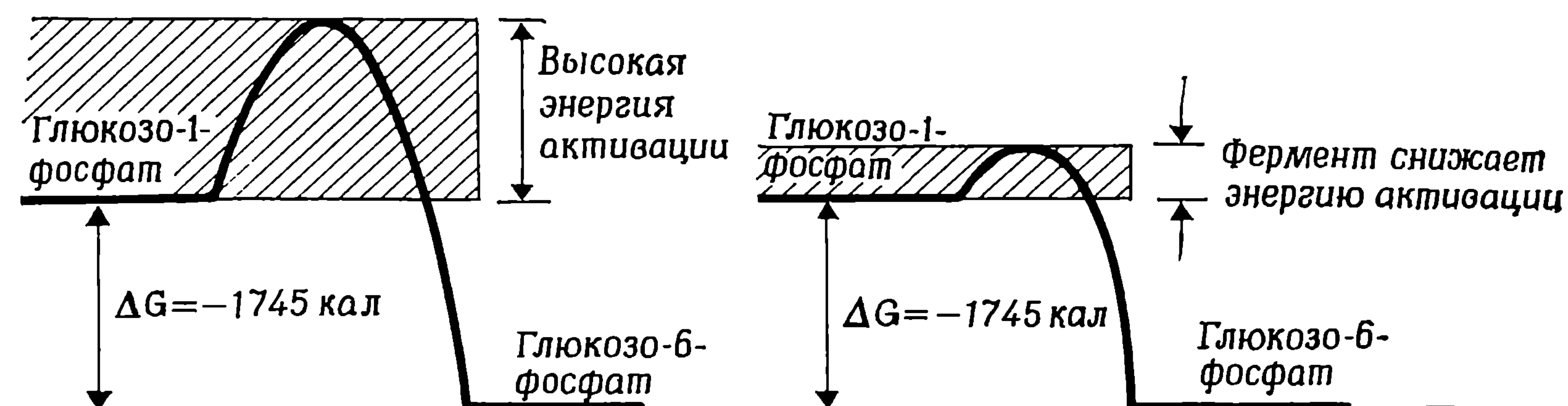
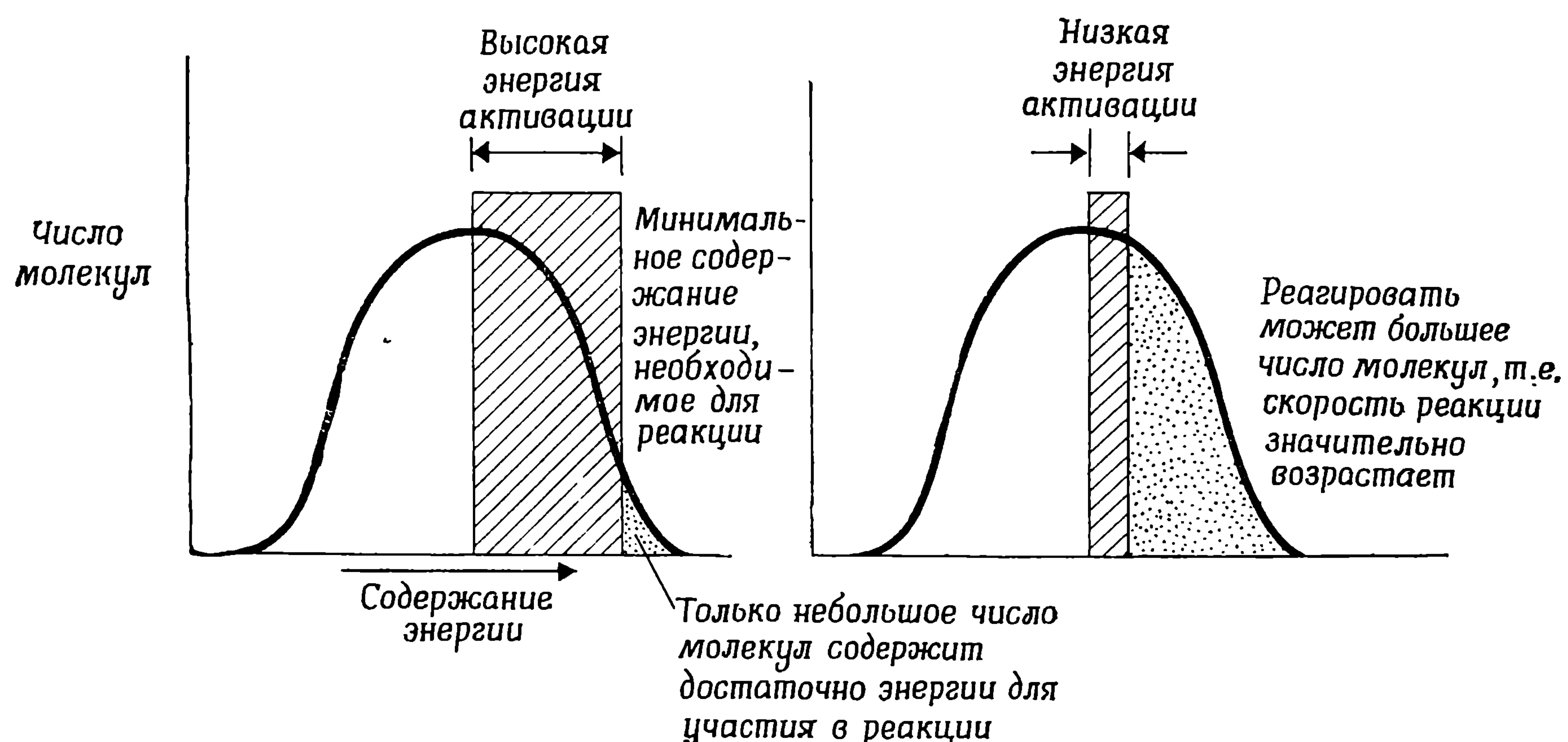


Рис. 59. Роль катализатора (фермента) состоит в снижении энергии активации реакции и увеличении в популяции доли молекул, обладающих достаточной энергией, чтобы участвовать в реакции и образовывать конечный продукт.

Катализатор образует с субстратом нестабильное промежуточное соединение, которое затем распадается на продукт реакции и свободный катализатор. Этот последний вступает в реакцию с другой молекулой субстрата.



ческих реакций, протекающих в клетке. Фермент способен действовать в качестве катализатора не только в клетке, где он образуется. Многие ферменты можно экстрагировать из клеток, и при этом они не теряют своей активности. Их можно очистить и получить в кристаллической форме, после чего можно изучать их каталитические свойства. Катализируемые ферментами реакции лежат в основе всех жизненных процессов: дыхания, роста, мышечного сокращения, проведения нервного возбуждения, фотосинтеза, фиксации азота, дезаминирования, пищеварения и т. д. Для того чтобы объяснить эти явления, нет нужды постулировать существование какой-то таинственной жизненной силы.

39. СВОЙСТВА ФЕРМЕНТОВ

Все те ферменты, которые до сих пор выделены и получены в кристаллическом виде, оказались белками. Названия ферментов обычно образуют, прибавляя окончание *-аза* к названию *субстрата* — вещества, на которое данный фермент действует. Например, сахараза расщепляется на глюкозу и фруктозу под действием фермента *сахаразы*. Обычно ферменты бесцветны, но иногда они имеют желтую, зеленую, синюю, коричневую или красную окраску. Большинство ферментов растворимо в во-

де или в разбавленном солевом растворе, но некоторые, например ферменты, находящиеся в митохондриях, связаны между собой липопротеидом (фосфолипидно-белковый комплекс) и нерастворимы в воде.

Каталитическая способность некоторых ферментов поистине феноменальна. Например, одной молекулы *каталазы*, экстрагированной из печени быка, достаточно для разложения 5 000 000 молекул субстрата — перекиси водорода — в минуту при 0° С. Число молекул субстрата, на которое может воздействовать одна молекула фермента в минуту, называется *числом оборота* фермента. Таким образом, число оборота каталазы составляет 5 000 000. Большинство ферментов имеет высокие числа оборота; они являются очень эффективными катализаторами, даже если содержание их в клетке ничтожно. Перекись водорода — ядовитое вещество, которое образуется как побочный продукт при некоторых ферментативных реакциях. Разрушая перекись водорода, каталаза тем самым защищает клетку.

Перекись водорода может также разлагаться в присутствии атомов железа, но лишь чрезвычайно медленно. Понадобилось бы 300 лет, чтобы 1 атом железа расщепил такое число молекул перекиси водорода, какое молекула каталазы (содержащая 1 атом железа) расщепляет за одну секунду. В этом примере ясно выступает

одно из основных свойств ферментов — их высокая каталитическая активность.

Ферменты различаются по своей специфичности, по числу различных субстратов, на которые они могут действовать. Некоторые ферменты абсолютно специфичны; например, *уреаза*, разлагающая мочевину на аммиак и углекислоту, не действует ни на какое другое вещество; каждый из трех обычных дисахаридов — сахароза, мальтоза и лактоза — расщепляется лишь своим особым ферментом. Другие ферменты обладают относительной специфичностью и действуют на несколько близких друг другу веществ. *Пероксидаза* расщепляет несколько разных перекисей, в том числе перекись водорода. Этот фермент содержится в самых разнообразных тканях животных и растений. Пероксидазную активность можно обнаружить, измельчив немного сырого картофеля и добавив к нему некоторое количество перекиси водорода; превращение перекиси водорода в воду и кислород под действием пероксидазы сопровождается энергичным выделением пузырьков.

Наконец, специфичность некоторых ферментов сводится к тому, чтобы субстрат обладал химическими связями определенного типа. *Липаза*, выделяемая поджелудочной железой, расщепляет эфирные связи между глицерином и жирными кислотами в разнообразных жирах.

Теоретически реакции, контролируемые ферментами, обратимы, и фермент никак не влияет на направление реакции; он только увеличивает скорость, с которой реакция достигает равновесия. *Точка равновесия* реакции определяется законами термодинамики, которые не могут быть рассмотрены в этой книге. Многие реакции, протекая в одном направлении, сопровождаются выделением энергии; поэтому для того, чтобы заставить реакцию идти в обратном направлении, необходимо поставлять извне соответствующее количество энергии в подходящей форме.

Для осуществления реакции, требующей затраты энергии, необходимо, чтобы примерно одновременно с ней происходила какая-нибудь реакция, сопровождающаяся выделением энергии. В большинстве биологических систем реакции, доставляющие энергию, приводят к синтезу макроэргических фосфатных связей ($\sim\text{Ф}$), например концевых связей аденозинтрифосфата. Затем энергия этих фосфатных связей может использоваться клеткой для проведения нервного импульса, мышечного сокращения, синтеза белков и т. д. Биохимики называют *сопряженными* две такие реакции, кото-

рые должны протекать совместно, с тем чтобы одна реакция доставляла энергию или одно из исходных веществ, необходимых для другой.

Ферменты обычно работают согласованно; при этом продукт одной ферментативной реакции служит субстратом для последующей. Клетку можно представить себе в виде завода с множеством различных сборочных (и разборочных) линий, действующих одновременно. Любой такой «конвейер» состоит из ряда ферментов, каждый из которых осуществляет одну стадию процесса, например превращает молекулу *A* в молекулу *B* и затем передает ее следующему ферменту, превращающему молекулу *B* в молекулу *C*, и т. д. Из прорастающих семян ячменя можно выделить два фермента, которые превращают крахмал в глюкозу. Первый из них, *амилаза*, расщепляет крахмал до мальтозы, а второй, *мальтаза*, расщепляет мальтозу до глюкозы. В процессе превращения глюкозы в молочную кислоту участвует 11 ферментов, действующих последовательно. Один и тот же ряд из 11 ферментов мы находим в клетках человека, в зеленых листьях и в бактериях.

Некоторые ферменты, например *пепсин*, состоят только из белка. Другие состоят из двух компонентов, один из которых представляет собой белок (*апофермент*), а второй (*кофермент*) — органическую молекулу меньшей величины, обычно содержащую фосфат. Коферменты можно отделить от соответствующих ферментов; как показал анализ, в состав их молекулы входит тот или иной витамин, например тиамин, ниацин, рибофлавин, пиридоксин и т. п. Это открытие привело к обобщению, согласно которому все витамины функционируют в клетках организма в качестве компонентов коферментов.

Ни апофермент, ни кофермент по отдельности не обладают каталитическим действием; они способны к ферментативной активности лишь совместно. Некоторым ферментам для проявления активности необходимо, помимо кофермента, еще присутствие определенного иона. Например, ферменты, участвующие в расщеплении глюкозы, нуждаются в *магнии* (Mg^{2+}). Для активности амилазы, секретируемой слюнными железами, необходим ион хлора (Cl^-). Почти все (а может быть, и все) элементы, необходимые растениям и животным в очень малых количествах, — так называемые *микроэлементы* (марганец, медь, кобальт, цинк, железо и др.) — играют роль такого рода активаторов ферментов, составляя обычно часть молекулы фермента.

В заключение можно сказать, что ферменты в качестве катализаторов оказывают влияние лишь на скорость химических реакций, но не на их равновесие. Они представляют собой чрезвычайно эффективные катализаторы, высокоспециализированные к определенным субстратам. Ферменты подвержены действию специфических активаторов и ингибиторов; они определяют направление химических реакций. Каждый фермент находится под контролем особого гена.

40. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ФЕРМЕНТОВ В КЛЕТКЕ

Многие ферменты просто растворены в цитоплазме. Из растертой печени можно приготовить водный экстракт, содержащий все ферменты, необходимые для превращения глюкозы в молочную кислоту. Другие ферменты прочно связаны с определенными внутриклеточными тельцами. Дыхательные ферменты, катализирующие расщепление молочной кислоты (а также других веществ — производных аминокислот и жирных кислот) до углекислоты и воды, связаны с митохондриями; в сущности митохондриальные мембраны в значительной части состоят из этих ферментов. Некоторые другие ферменты, особенно связанные с синте-

зом белка, являются неотъемлемыми составными частями более мелких цитоплазматических частиц — *рибосом*.

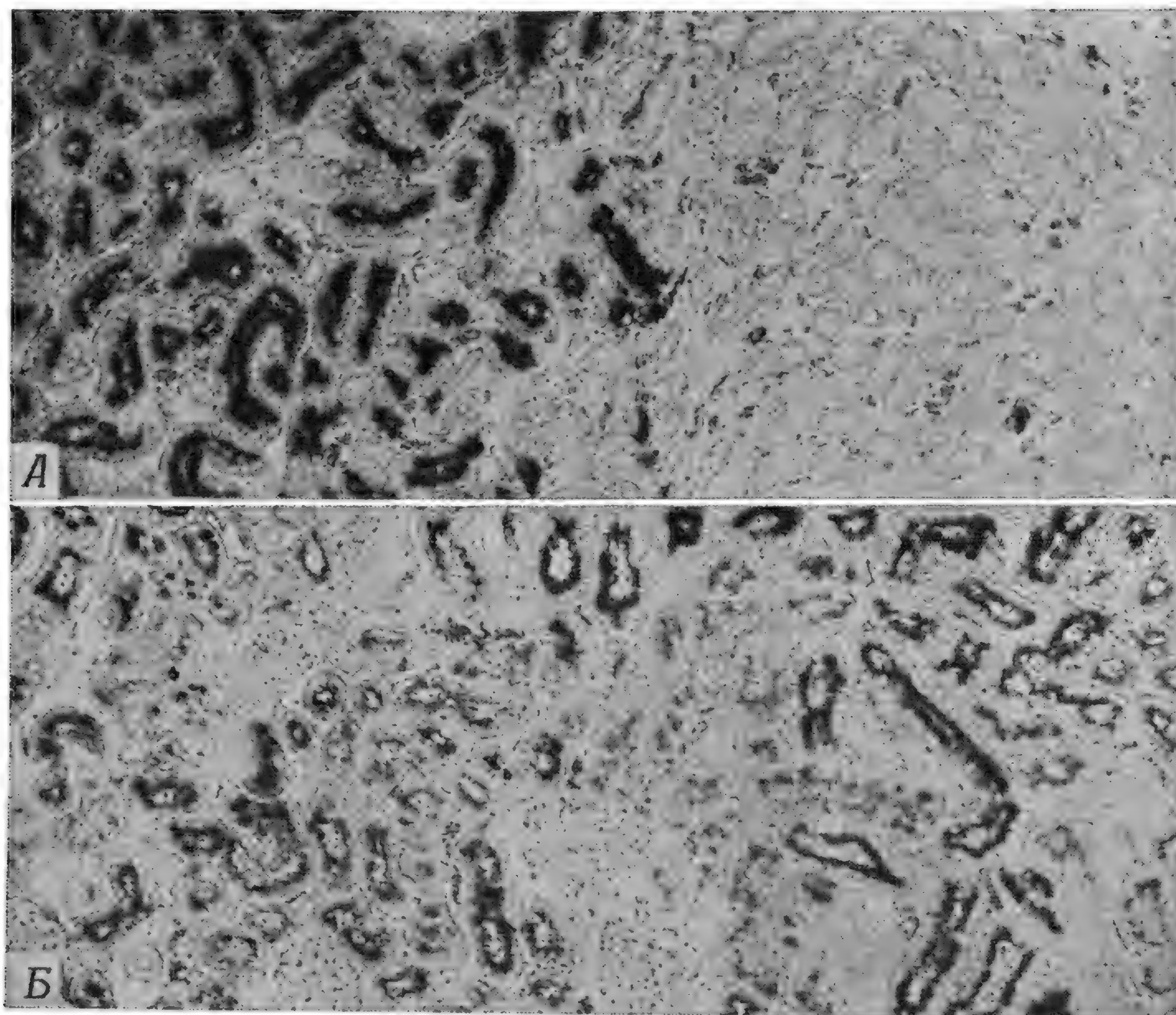
Локализацию и функцию ферментов в клетке можно изучать гистохимическими методами. Ткань фиксируют и изготавливают из нее срезы таким образом, чтобы не нарушить ферментативную активность. Затем добавляют подходящий для данного фермента химический субстрат и после определенного периода инкубации вводят вещество, способное образовать окрашенное соединение с одним из продуктов ферментативной реакции. При этом наиболее интенсивно окрашиваются те участки клетки, которые обладают наивысшей ферментативной активностью (рис. 60).

41. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ФЕРМЕНТОВ

Фермент может ускорять лишь те реакции, которые в какой-то степени, хотя бы чрезвычайно медленно, совершались бы и в его отсутствие. Много лет назад немецкий химик Э. Фишер высказал предположение, что специфичность фермента по отношению к субстрату указывает на то, что эти два вещества, вероятно, подходят друг к другу, как *ключ к замку*.

Рис. 60. Выявление гистохимическим методом локализации фермента щелочной фосфатазы в клетках почки крысы.

Ткань осторожно фиксируют и готовят из нее срезы так, чтобы не нарушать ферментативную активность. Срезы инкубируют при подходящем pH с нафтилфосфатом. В местах скопления фосфатазы происходит гидролиз нафтилфосфата. Освобождающийся под действием фермента нафтил соединяется с солью диазония, образуя нерастворимый азокраситель интенсивно синего цвета, который остается в месте локализации фермента. Таким образом, обнаруживаемые на микрофотографии участки, окрашенные азокрасителем, соответствуют локализации фосфатазы. На щеточной каемке клеток проксимальных извитых канальцев почек (А, слева) видны значительные отложения азокрасителя, соответствующие высокой активности фосфатазы. Канальцы мозгового слоя почки, напротив, не обладают фосфатазной активностью (А, справа).



лекса фермент — субстрат и скорость его расщепления.

Несомненно, что субстрат, находясь в составе комплекса с ферментом, обладает большей реакционной способностью, чем в свободном состоянии, однако причины этого неясны. Одна из современных теорий постулирует, что фермент соединяется с субстратом в двух или более точках и молекула субстрата оказывается в таком положении, при котором внутримолекулярные связи напряжены и разрыв их более вероятен.

Один из подходов к изучению действия фермента заключается в исследовании структуры молекулы самого фермента. При помощи различных аналитических методов можно определить аминокислотный состав данного белка и относительное содержание в нем разных аминокислот. При помощи более усовершенствованных методов можно определить последовательность аминокислот в пептидной цепи (или цепях) белка. Первым ферментом, для которого установили полную последовательность аминокислот, была *рибонуклеаза*; ее молекула, состоящая из 124 аминокислот, представляет собой одну цепочку, как бы закрученную кренделем (рис. 61).

У большинства ферментов, по-видимому, только относительно небольшая часть молекулы вступает во взаимодействие с субстратом. Эта часть молекулы называется *активным центром*. Другой подход к изучению действия ферментов состоит в определении локализации активного центра, содержащихся в нем аминокислот и их последовательности. Полученные данные помогут выяснить природу взаимодействия между активным центром и субстратом и объяснить механизм действия фермента.

42. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА АКТИВНОСТЬ ФЕРМЕНТОВ

Температура. Ферменты теряют активность при нагревании; при температуре от 50 до 60° С большинство ферментов быстро инактивируются. Инактивация ферментов необратима, так как после охлаждения активность не восстанавливается. Этим можно объяснить, почему непродолжительное воздействие высокой температуры убивает большинство организмов: часть их ферментов инактивируется и обмен веществ продолжаться не может.

Известно несколько исключений из этого правила. Некоторые виды примитивных растений — сине-зеленых водорослей — живут в горячих источниках, например в источниках Йеллоустонского национального парка, где тем-

пература воды достигает почти 100° С. Эти водоросли обуславливают яркую окраску травертиновых террас вокруг горячих источников. При температурах ниже той, при которой наступает инактивация ферментов (около 40° С), скорость большинства ферментативных реакций, как и скорость других химических реакций, примерно удваивается с повышением температуры на каждые 10° С.

Замораживание обычно не приводит к инактивации ферментов; при низких температурах ферментативные реакции идут очень медленно или не идут вовсе, но при повышении температуры до нормальной каталитическая активность возобновляется.

Кислотность. Ферменты чувствительны к изменениям pH, т. е. к изменению кислотности или щелочности среды. *Пепсин* — фермент, переваривающий белки, выделяемый слизистой оболочкой желудка, — замечателен тем, что он активен только в очень кислой среде и лучше всего действует при pH 2. *Трипсин*, расщепляющий белки и выделяемый поджелудочной железой, служит примером фермента, проявляющего оптимальную активность в щелочной среде, при pH около 8,5. Большинство внутриклеточных ферментов имеют оптимумы pH близ нейтральной точки, а в кислой или щелочной среде их активность значительно ниже; под действием сильных кислот и оснований они необратимо инактивируются.

Концентрация фермента, субстрата и кофакторов. Если pH и температура ферментной системы постоянны и субстрат имеется в избытке, скорость реакции прямо пропорциональна количеству фермента (рис. 62, А). Эту зависимость используют для определения содержания того или иного фермента в тканевом экстракте. При постоянстве pH, температуры и концентрации фермента в системе начальная скорость реакции возрастает вплоть до известного предела пропорционально количеству субстрата (рис. 62, В). Если ферментная система нуждается в каком-либо коферменте или специфическом ионе-активаторе, то концентрация этого вещества или иона может при определенных обстоятельствах определять общую скорость реакции.

Яды, отравляющие ферменты. Некоторые ферменты специфически чувствительны к определенным ядам: цианиду, иодуксусной кислоте, фториду, люизиту и т. д., и даже очень низкие концентрации этих ядов инактивируют ферменты. *Цитохромоксидаза* — один из ферментов системы переноса электронов — особенно чувствительна к цианиду; при отравлении цианидом смерть наступает вследствие инактивации

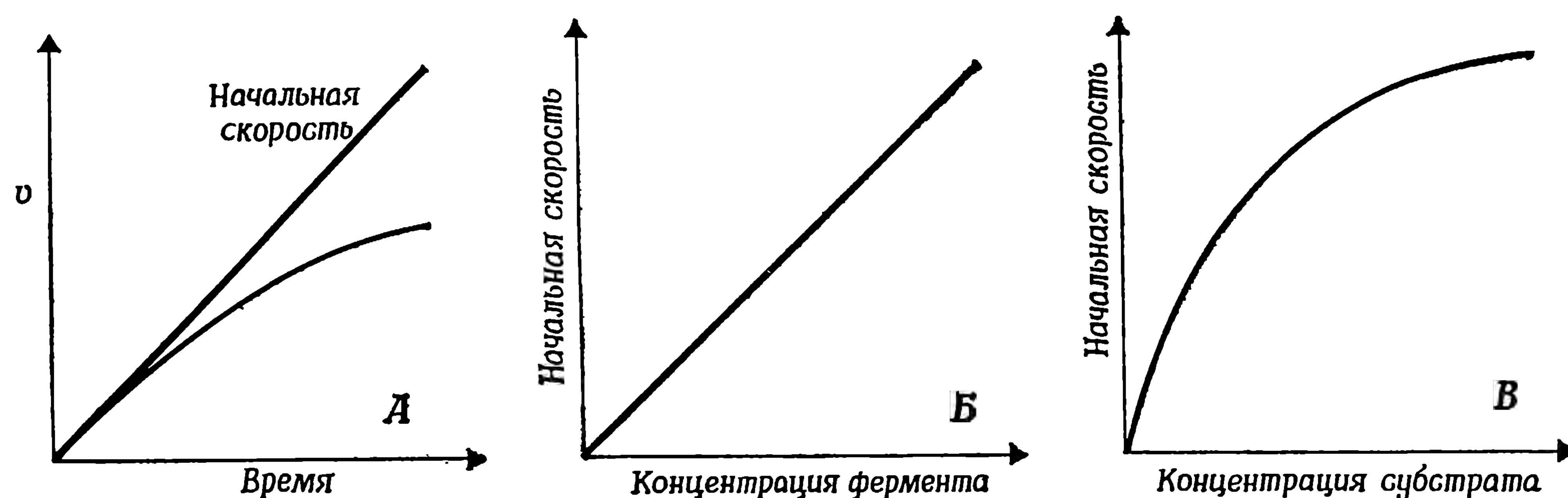


Рис. 62. Факторы, определяющие скорость ферментативных реакций.

А. Зависимость скорости ферментативной реакции от времени. Б. Зависимость скорости ферментативной реакции от количества добавленного фермента; субстрат и кофакторы имеются в достаточных количествах и не могут ограничивать скорость реакции. В. Зависимость скорости ферментативной реакции от количества субстрата; фермент и кофакторы имеются в достаточных количествах и не могут ограничивать скорость реакции.

ции ферментов, относящихся к группе цитохромов. Одну из ферментативных реакций, участвующих в расщеплении глюкозы, тормозит фторид, а другую — иодуксусная кислота; биохимики использовали такого рода ингибиторы для изучения свойств и последовательности действия множества различных ферментных систем.

Оказавшись в ненадлежащем месте, ферменты сами могут действовать как яды. Например, внутривенной инъекции 1 мг кристаллического трипсина достаточно для того, чтобы убить крысу. Действие различных ядов змей, пчел и скорпионов обусловлено тем, что эти яды содержат ферменты, разрушающие клетки крови или другие ткани.

43. ПОТОКИ ЭНЕРГИИ В ЖИВЫХ СИСТЕМАХ

Люди, подобно другим животным, получают энергию из продуктов, которыми они питаются. Часть нашей пищи, например горох, картофель, яблоки или груши, мы получаем непосредственно от растений. Свинина, говядина, рыба, крабы или раки — продукты животного происхождения, однако животные, дающие нам эти продукты, в свою очередь получили энергию, поедая различные растения. В конечном итоге всю пищу и энергию животные получают от растений. Для роста растений необходимы вода, двуокись углерода, различные соли и азот, но особенно важен для них обильный приток лучистой энергии солнечного света. Таким образом, солнечный свет — источник всей биологической энергии на нашей планете. Лучистая энергия солнечного света возникает из ядерной энергии: при очень

высоких температурах в недрах Солнца атомы водорода превращаются в атомы гелия, что сопровождается освобождением энергии первоначально в виде гамма-лучей. Реакция протекает согласно уравнению $4\text{H} \rightarrow \text{He}^4 + 2\text{e} + + h\nu$, где h — постоянная Планка, а ν — длина волны гамма-излучения. В конечном счете в результате взаимодействия гамма-лучей с электронами снова выделяется энергия в виде фотонов световой энергии, которая испускается Солнцем.

Однако на Земле улавливается лишь небольшая часть достигающей ее энергии солнечного света. Обширные области поверхности земного шара вообще лишены растительности, а сами растения могут использовать в процессе фотосинтеза всего около 3% падающей на них энергии. Лучистая энергия превращается в потенциальную энергию химических связей органических соединений, синтезируемых растением. После того как растение поедается животным или разлагается бактериями, эти органические соединения окисляются с освобождением энергии, количество которой соответствует количеству энергии, израсходованной на синтез этих веществ (первый закон термодинамики); однако часть этой энергии превращается в тепло, т. е. не может быть использована в дальнейшем (второй закон термодинамики). Если животное будет съедено другим животным, произойдет дальнейшее уменьшение полезной энергии: в организме второго животного органические вещества окислятся с выделением энергии, которая будет использована на синтез клеточных компонентов этого животного. В конце концов вся лучистая энергия, первоначально улавливаемая растениями в процессе фото-

синтеза, превращается в тепло и рассеивается в окружающем пространстве.

Грубый подсчет показывает, что общее количество углерода, фиксируемого всеми растениями земного шара, обитающими на суше и в воде, составляет около 200 млрд. т в год. Около одной десятой этого общего количества синтезируют наземные растения, остальное приходится на долю морских растений, главным образом микроскопических водорослей. Для образования каждого моля глюкозы (180 г) необходимо поглощение 686 000 кал световой энергии. Если сделать простое допущение, что углерод фиксируется в форме глюкозы, то окажется, что в год потребуется 10^{19} кал биологической энергии. С учетом соответствующей поправки на потери общая величина потока биологической энергии возрастет в 100 раз или более и составит около 10^{21} кал солнечной энергии, улавливаемой в течение года. Это в свою очередь составляет лишь примерно одну тысячную всей солнечной энергии (около 10^{24} кал в год), падающей на Землю в течение года. Было подсчитано, что благодаря активности зеленых растений обновление всей содержащейся в атмосфере двуокиси углерода и ее растворение в водоемах земного шара происходит за 300 лет, а обновление всего кислорода атмосферы — примерно за 2000 лет.

44. СВЕТ

Прежде чем рассматривать процесс фотосинтеза (и другие биологические процессы, связанные со светом, — зрение, фототропизм и биолюминесценцию), мы должны ознакомиться со свойствами самого света. Свет переносится в виде отдельных (дискретных) небольших порций энергии, называемых *фотонами* или *квантами*, которые лишены электрического заряда. Фотоны — это элементарные физические частицы, подобные протонам и электронам. Одновременно свет проявляет себя и как волна; свету различного цвета (т. е. разным областям спектра) присуща определенная длина волны, или частота.

Энергия E каждого фотона выражается формулой

$$E = hc/\lambda,$$

где c — скорость света ($3 \cdot 10^{10}$ см/с), λ — длина волны, h — постоянная Планка (отношение частоты к энергии). Энергия фотона, т. е. работа, которую он может произвести, обратно пропорциональна длине волны. Коротковолновое излучение (фиолетовый свет) обладает большей энергией, чем длинноволновое (красный свет).

Интенсивность света данной длины волны зависит от вероятности испускания фотонов. При фотохимических реакциях каждая молекула, поглощая один квант света (один фотон), переходит в возбужденное состояние и вовлекается затем в химические реакции. Для перевода 1 моля вещества ($6 \cdot 10^{23}$ молекул) в возбужденное состояние необходимо $6 \cdot 10^{23}$ фотонов. Эта величина (т. е. энергия «одного моля» фотонов) получила название *эйнштейна*.

Используя соответствующие константы, можно рассчитать, что энергия в 1 эйнштейн равна частному от деления $2854 \cdot 10^7$ кал на длину волны в нанометрах. Так, для синего света (длина волны 450 нм) один эйнштейн соответствует 64 000 кал, а для красного света (660 нм) — 43 000 кал. Кванты света разной длины волны обладают различной энергией — кванты синего света имеют большую энергию, чем кванты красного света. Все виды электромагнитного излучения — от очень коротковолновых рентгеновских лучей, через ультрафиолет, видимый свет и инфракрасные лучи, до самой длинноволновой области спектра — радиоволн — представляют собой различные формы одного и того же явления, различающиеся только длиной волны и энергией фотона.

Когда квант света ударяется о металлическую пластинку, то испускаются электроны, причем число испускаемых электронов пропорционально числу фотонов, достигших пластинки (на этом основано определение времени экспозиции в фотографии). Столкновение кванта с молекулой сопровождается либо испусканием электрона, либо его переходом на другую орбиталь, более удаленную от ядра (т. е. с большей энергией). Для перехода электрона с внутренней орбитали на одну из внешних необходим приток энергии в систему, поскольку при этом отрицательно заряженная частица удаляется от положительно заряженного ядра. Как мы уже говорили (разд. 33), на s - или p -орбитали не может быть больше двух электронов, причем эти электроны должны быть спарены, т. е. иметь противоположные спины. Если один из таких электронов поглощает квант света и переходит на другую орбиталь, то молекула переходит в «возбужденное» состояние (рис. 63). *Фотохимическими* называются реакции, в которых участвуют такие возбужденные под влиянием света атомы или молекулы. Следовательно, для возникновения фотохимической реакции должно произойти поглощение света молекулой. Существует определенное количественное соотношение между числом поглощенных квантов и числом активированных молекул.

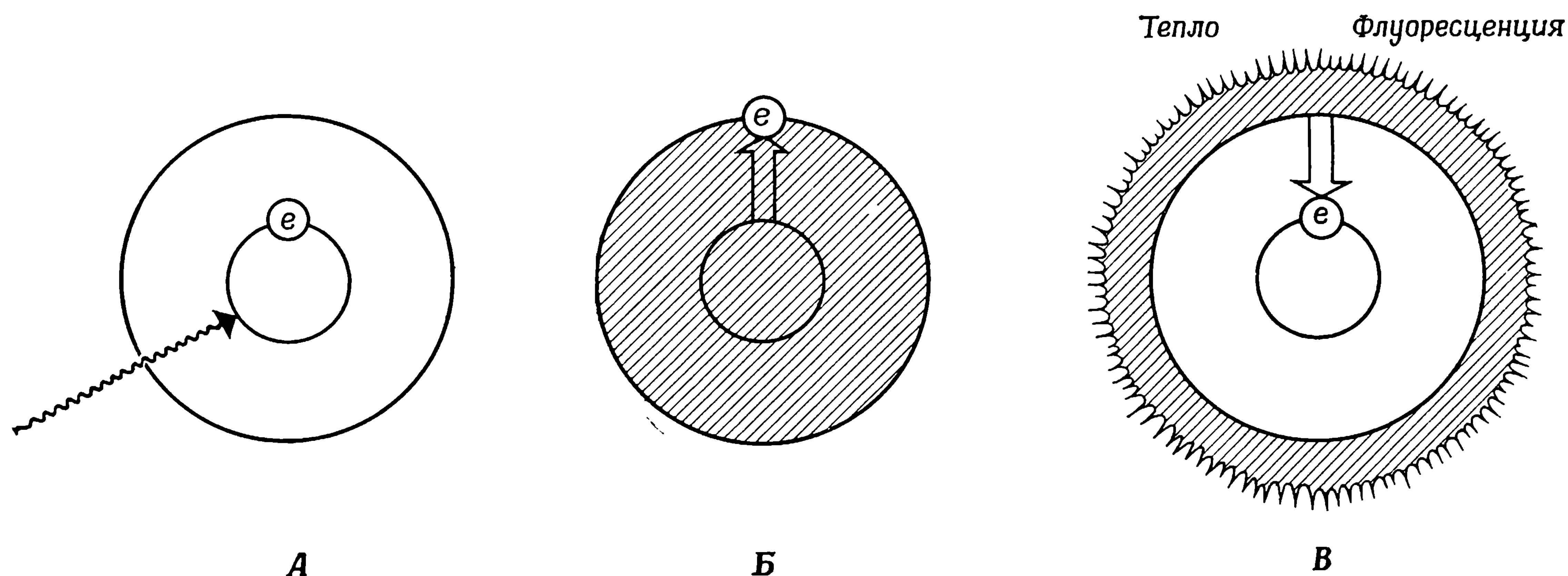


Рис. 63. Модель фотохимической реакции.

А. Квант света проникает в молекулу хлорофилла. Б. За счет его энергии электрон переходит на орбиталь, более удаленную от ядра. В. Если электрон возвращается на внутреннюю орбиталь, то может произойти испускание энергии в виде света той или иной длины волны (процесс флуоресценции).

Переход электрона на новую орбиталь вызывает перераспределение электронного заряда в молекуле. Химические свойства молекулы зависят от энергии связей и от плотности заряда в различных ее участках. Поэтому возбуждение электрона приводит к образованию новой молекулы, которая обычно обладает большей реакционной способностью по сравнению с молекулой в основном состоянии.

Для фотохимических реакций особенно большое значение имеют *неподеленные пары* электронов, содержащиеся в молекулах с атомом азота и кислорода и не участвующие в образовании связей. Эти два электрона, расположенные на одной и той же орбитали, должны быть спарены, т. е. должны иметь противоположные спины. Когда один из них активируется за счет поглощения фотона и переходит на одну из внешних орбиталей (на более высокий энергетический уровень), то их спины могут иметь противоположное (синглетное состояние) или одинаковое (триплетное состояние) направление.

Вероятность прямого перехода из основного состояния в триплетное чрезвычайно мала. Обычно триплетное состояние достигается путем внутренней конверсии из синглетного состояния той же электронной конфигурации. Переход возбужденной молекулы, находящейся в синглетном состоянии, в основное состояние сопровождается *флуоресценцией*. Время затухания флуоресценции очень мало (10^{-8} с) и не зависит от температуры. Переход из возбужденного синглетного состояния в триплетное состояние сопровождается *фосфоресценцией*. Это

значительно более длительный процесс, продолжающийся от 10^{-4} до 1 с.

Однако наиболее важные с биологической точки зрения биохимические реакции не связаны с испусканием света; они представляют собой безызлучательные переходы из триплетного состояния в основное, при которых энергия не выделяется в виде света, а передается химическим соединениям, реагирующим в какой-то другой системе. Участие в химических реакциях молекул, находящихся в триплетном состоянии и имеющих большое время жизни, значительно более вероятно, чем участие в них синглетного состояния. При фотосинтезе такой безызлучательный переход из триплетного состояния в основное претерпевает лишь одна молекула — молекула *хлорофилла*.

Энергия, необходимая для перехода электрона с одной орбитали на другую, определяется разностью между энергетическими уровнями, соответствующими этим двум орбиталям. Поскольку энергия фотона должна быть использована целиком (квант не может быть использован частично), поглощаются только те фотоны, энергия которых вызывает переход электронов на соответствующую орбиталь. Пропущенная свет разной длины волны через раствор исследуемого вещества и следя за тем, какие длины волн при этом поглощаются, устанавливают спектр поглощения данного вещества. Если, например, максимум поглощения приходится на 660 нм (красная область), то это значит, что для перехода электрона с заполненной внутренней орбитали на незаполненную внешнюю необходимо около 43 000 кал на

1 моль. Каждый тип молекул имеет свой характерный спектр поглощения, и поэтому по спектру поглощения можно идентифицировать вещества, выделенные из растительной или животной клетки.

45. ФОТОСИНТЕЗ

По современным представлениям сущность фотосинтеза заключается в превращении лучистой энергии солнечного света в химическую энергию в форме АТФ и восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ·Н). По мере появления новых данных наши представления о фотосинтезе многократно изменялись.

Начало изучению фотосинтеза было положено в 1630 году, когда ван Гельмонт показал, что растения сами образуют органические вещества, а не получают их из почвы. Взвешивая горшок с землей, в котором росла ива, и само дерево, он показал, что в течение 5 лет масса дерева увеличилась на 74 кг, тогда как почва потеряла только 57 г. Ван Гельмонт пришел к заключению, что остальную часть пищи растение получило из воды, которой поливали дерево. Теперь мы знаем, что основным материалом для синтеза служит двуокись углерода, извлекаемая растением из воздуха.

В 1772 году Джозеф Пристли показал, что побег мяты «исправляет» воздух, «испорченный» горящей свечой. Семь лет спустя Ян Ингенхуз обнаружил, что растения могут «исправлять» плохой воздух только находясь на свету, причем способность растений «исправлять» воздух пропорциональна ясности дня и длительности пребывания растений на солнце. В темноте же растения выделяют воздух, «вредный для животных».

Следующей важной ступенью в развитии знаний о фотосинтезе были опыты Соссюра, проведенные в 1804 году. Взвешивая воздух и растения до фотосинтеза и после, Соссюр установил, что увеличение сухой массы растения превышало массу поглощенной им из воздуха углекислоты. Соссюр пришел к выводу, что другим веществом, участвовавшим в увеличении массы, была вода. Таким образом, 160 лет назад процесс фотосинтеза представляли себе следующим образом:

Углекислота + Вода + Солнечная энергия —————→
 —————→ Кислород + Органическое вещество.

Ингенхуз предположил, что роль света в фотосинтезе заключается в расщеплении углекислоты; при этом происходит выделение кисло-

рода, а освободившийся «углерод» используется для построения растительных тканей. На этом основании живые организмы были разделены на зеленые растения, которые могут использовать солнечную энергию для «ассимиляции» углекислоты, и остальные организмы, не содержащие хлорофилла, которые не могут использовать энергию света и не способны ассимилировать CO₂.

Этот принцип деления живого мира был нарушен, когда С. Н. Виноградский в 1887 году открыл хемосинтезирующие бактерии — бесхлорофильные организмы, способные ассимилировать (т. е. превращать в органические соединения) углекислоту в темноте. Он был нарушен также, когда в 1883 году Энгельман открыл пурпурные бактерии, осуществляющие своеобразный фотосинтез, не сопровождающийся выделением кислорода. В свое время этот факт не был оценен в должной мере; между тем открытие хемосинтезирующих бактерий, ассимилирующих углекислоту в темноте, показывает, что ассимиляцию углекислоты нельзя считать специфической особенностью одного лишь фотосинтеза. После 1940 года благодаря применению меченого углерода было установлено, что все клетки — растительные, бактериальные и животные — способны ассимилировать углекислоту, т. е. включать ее в состав молекул органических веществ; различны лишь источники, из которых они черпают необходимую для этого энергию.

Другой крупный вклад в изучение процесса фотосинтеза внес в 1905 году Блэкман, который обнаружил, что фотосинтез состоит из двух последовательных реакций: быстрой *световой реакции* и ряда более медленных, не зависящих от света этапов, названных им *темновой реакцией*. Используя свет высокой интенсивности, Блэкман показал, что фотосинтез протекает с одинаковой скоростью как при прерывистом освещении с продолжительностью вспышек всего в долю секунды, так и при непрерывном освещении, несмотря на то что в первом случае фотосинтетическая система получает вдвое меньше энергии. Интенсивность фотосинтеза снижалась только при значительном увеличении темнового периода. В дальнейших исследованиях было установлено, что скорость темновой реакции значительно возрастает с повышением температуры.

Следующая гипотеза относительно химической основы фотосинтеза была выдвинута ван Нилем, который в 1931 году экспериментально показал, что у бактерий фотосинтез может происходить в анаэробных условиях, не сопровождаясь выделением кислорода. Ван Ниль

высказал предположение, что в принципе процесс фотосинтеза сходен у бактерий и у зеленых растений. У последних световая энергия используется для фотолиза воды (H_2O) с образованием восстановителя (Н), определенным путем участвующего в ассимиляции углекислоты, и окислителя (ОН) — гипотетического предшественника молекулярного кислорода. У бактерий фотосинтез протекает в общем так же, но донором водорода служит H_2S или молекулярный водород, и поэтому выделения кислорода не происходит.

В настоящее время можно считать установленным, что все реакции включения CO_2 в органические вещества могут протекать в темноте («темновые реакции»), т. е., строго говоря, они не относятся к процессу фотосинтеза. В сущности это реакции, обратные процессу распада углеводов. К реакциям, зависящим от света («световым реакциям»), относятся такие, в процессе которых свет превращается в химическую энергию; первые стабильные, химически идентифицированные продукты этих реакций — АТФ и НАДФ·Н.

Прежде чем перейти к обсуждению химических реакций ассимиляции CO_2 (которые сейчас довольно хорошо изучены) и реакций образования АТФ и НАДФ·Н (которые еще не вполне выяснены), рассмотрим строение органелл клетки и свойства пигментов, участвующих в этих процессах.

Хлоропласты. Изучение кусочка листа под микроскопом показывает, что зеленый пигмент не распределен по клетке равномерно, а сосредоточен в мелких тельцах, называемых *хлоропластами*. Каждая клетка содержит от 20 до 100 хлоропластов, которые могут расти и делиться, образуя дочерние хлоропласты. При помощи электронного микроскопа было обнаружено, что хлоропласт, подобно митохондриям, имеет двуслойную наружную мембрану, в которой имеется множество мелких телец, так называемых гран, содержащих хлорофилл (рис. 29).

Каждая грана состоит из отдельных слоев, расположенных наподобие столбиков монет. Слои белковых молекул чередуются со слоями, содержащими хлорофилл, каротины и другие пигменты, а также особые формы липидов (содержащих галактозу или серу, но только одну жирную кислоту). Эти поверхностно-активные липиды, по-видимому, адсорбированы между отдельными слоями молекул и служат для стабилизации структуры, состоящей из чередующихся слоев белка и пигментов. Как мы увидим, характерное слоистое (ламеллярное) строение грани имеет большое значение, облег-

чая перенос энергии в процессе фотосинтеза от одной молекулы к близлежащей.

При помощи электронного микроскопа в ламеллах были обнаружены повторяющиеся структуры, названные *квантосомами* (рис. 30), которые состоят примерно из 230 молекул хлорофилла каждая. Предполагается, что квантосома служит функциональной единицей фотосинтеза. Остальная часть хлоропласта, находящаяся между гранами, называется *стромой*; она содержит ферменты, осуществляющие «темновые» реакции.

Наземные растения поглощают необходимую для процесса фотосинтеза воду через корни, а водные растения получают ее путем диффузии из окружающей среды. Необходимая для фотосинтеза углекислота диффундирует в растение через мелкие отверстия на поверхности листьев — *устьица* (разд. 46). Поскольку углекислота расходуется в процессе фотосинтеза, ее концентрация в клетке обычно несколько ниже, чем в атмосфере. Освобождающийся в процессе фотосинтеза кислород диффундирует наружу из клетки, а затем и из растения — через устьица. Образующиеся при фотосинтезе сахара также диффундируют в те части растения, где их концентрация ниже.

Для осуществления фотосинтеза растениям необходимо очень много воздуха, так как он содержит всего 0,03% углекислоты. Следовательно, из 10 000 м³ воздуха можно получить 3 м³ углекислоты, из которой в процессе фотосинтеза образуется около 110 г глюкозы. Обычно растения лучше растут при более высоком содержании в воздухе углекислоты. Поэтому в некоторых теплицах содержание CO_2 в воздухе доводят до 1—5%.

Хлорофилл и другие светочувствительные пигменты. Молекула хлорофилла состоит из атомов углерода и азота, соединенных в сложное кольцо (рис. 64); она удивительно близка по строению к гему/красного пигмента — гемоглобина, содержащегося в эритроцитах, но в отличие от гема содержит в центре кольца вместо атома железа атом магния, связанный с двумя или четырьмя атомами азота. Молекула хлорофилла имеет длинный «хвост», представляющий собой остаток *фитола* — спирта, который содержит цепь из 20 углеродных атомов.

Изучение молекулы хлорофилла показало, что это *конъюгированная система* с чередованием двойных и простых связей по кольцу. Такая система допускает возможность различных перестроек и проявление разнообразных свойств простых и двойных связей кольцевой структуры. Это *резонансная система*, которая описывает различные пути перераспределения

внешних электронов без сдвига в положении какого-либо из образующих ее атомов. Возможность резонанса в кольце придает молекуле хлорофилла значительную стабильность. Такие системы конъюгированных связей содержат подвижные электроны (π -электроны), относящиеся не к какому-либо одному атому или одной связи, а к конъюгированной системе в целом. Для перехода таких π -электронов

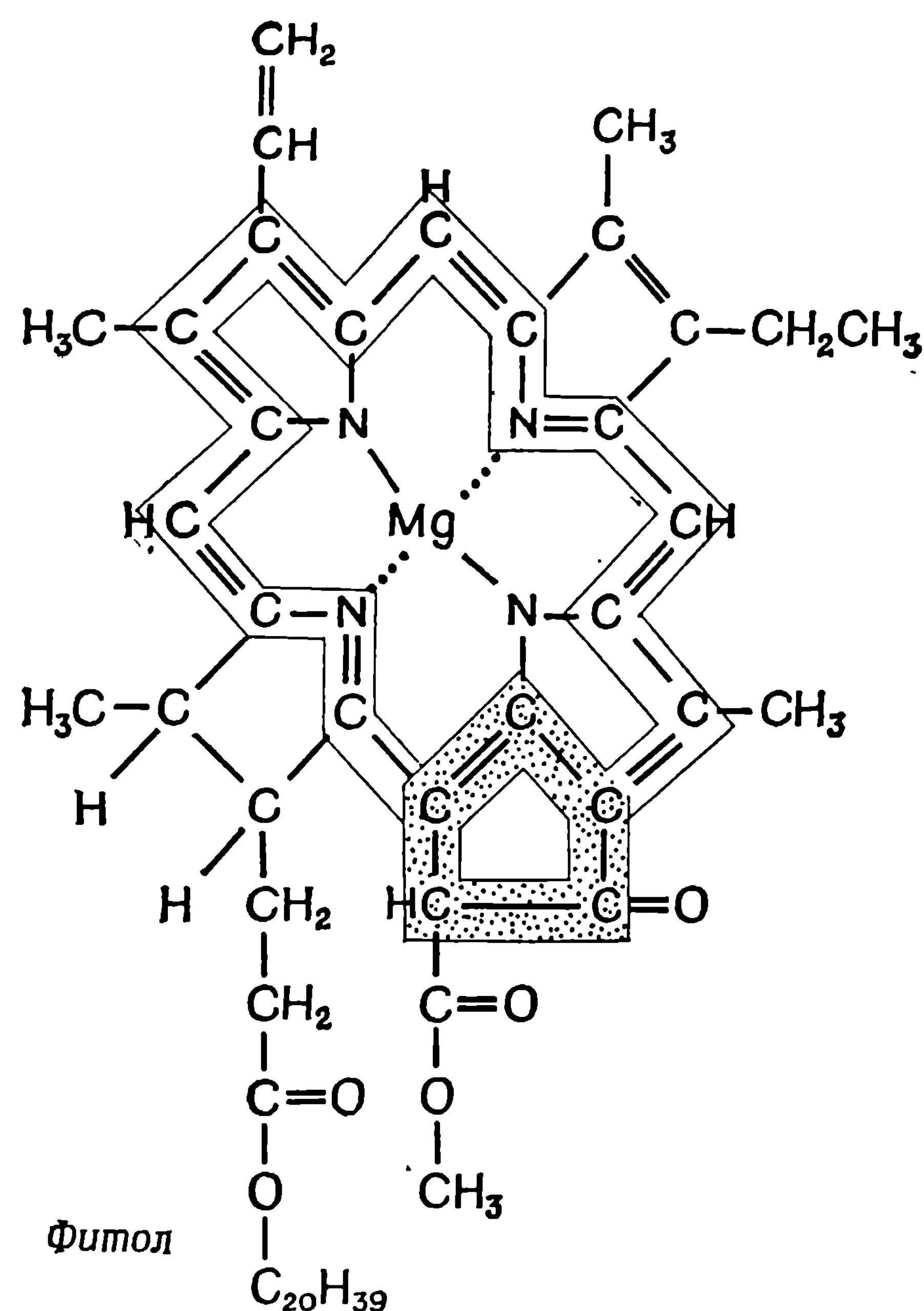


Рис. 64. Структурная формула хлорофилла *a*.

Выделена конъюгированная система простых и двойных связей, имеющихся в молекуле, а также пятиуглеродное кольцо, вероятно участвующее в переносе атомов водорода.

на внешнюю орбиталь нужно лишь небольшое количество энергии.

Имеются различные виды хлорофилла, из которых наиболее важны хлорофиллы *a* и *b*. Хлорофилл *b* содержит на 1 атом кислорода больше и на 2 атома водорода меньше, чем хлорофилл *a*. Хлорофилл *a* найден у всех зеленых растений, тогда как хлорофилл *b* отсутствует у многих водорослей и у некоторых других растений. Помимо хлорофилла, растения содержат много других пигментов, чем и объясняется разнообразие их окрасок. Некоторые из этих пигментов способны поглощать и передавать хлорофиллу солнечную энергию, вовлекая ее тем самым в фотосинтез. У большинства растений найден темно-оранжевый пигмент — *каротин*, который в животном организме может превращаться в витамин А, и желтый пигмент — *ксантофилл*. Красные и сине-зеленые водоросли

содержат другие пигменты — *фикоцианин* и *фикоэритрин*; у красных водорослей эти пигменты принимают более активное участие в процессе фотосинтеза, чем имеющиеся у них хлорофиллы.

Солнечный свет, достигающий поверхности Земли, обладает максимальной интенсивностью в сине-зеленой и зеленой областях спектра (от 450 до 550 нм). Однако именно в этой области поглощение света молекулой хлорофилла минимально. Хлорофиллы *a* и *b* характеризуются максимумом поглощения в фиолетовой области примерно при 440 нм; хлорофилл *b* поглощает кванты света в красной области примерно при 660 нм, а хлорофилл *a* — в дальней красной области примерно при 700 нм.

Хотя хлорофилл относительно слабо поглощает солнечные лучи, обладающие наибольшей энергией, однако он характеризуется рядом свойств, которые позволяют понять, почему именно этот пигмент был сохранен отбором в процессе эволюции. Кроме того, по всей вероятности, и другие содержащиеся в гранах пигменты, например каротиноиды, интенсивно поглощающие в сине-зеленой или зеленой области, также способны переносить поглощенную энергию на хлорофилл, где она используется в процессе фотосинтеза.

Как мы видели, при поглощении фотона энергия электрона возрастает и он перескакивает с одной из внутренних орбиталей на орбиталь, более удаленную от ядра. Количество поглощенной энергии должно точно соответствовать разнице в энергетических уровнях между старой и новой орбиталями. Число орбиталей, которые может занимать электрон, ограничено, и фотон поглощается только в том случае, если он может повысить энергию электрона ровно настолько, чтобы она соответствовала энергетическому уровню определенной орбитали.

Уникальная роль хлорофилла в процессе фотосинтеза обусловлена его способностью очень эффективно поглощать солнечную энергию и передавать ее другим молекулам. В молекуле хлорофилла имеются химически активные участки (кольцо из 5 углеродных атомов, примыкающее к четырем кольцам, содержащим по 1 атому азота и по 4 атома углерода), которые могут участвовать в переносе атомов водорода.

Ассимиляция углекислоты. Процесс включения углекислоты в органические вещества в настоящее время детально изучен в экспериментах по инкубации суспензии водорослей в присутствии углекислоты, меченой ¹⁴C. Варьируя продолжительность инкубации и идентифици-

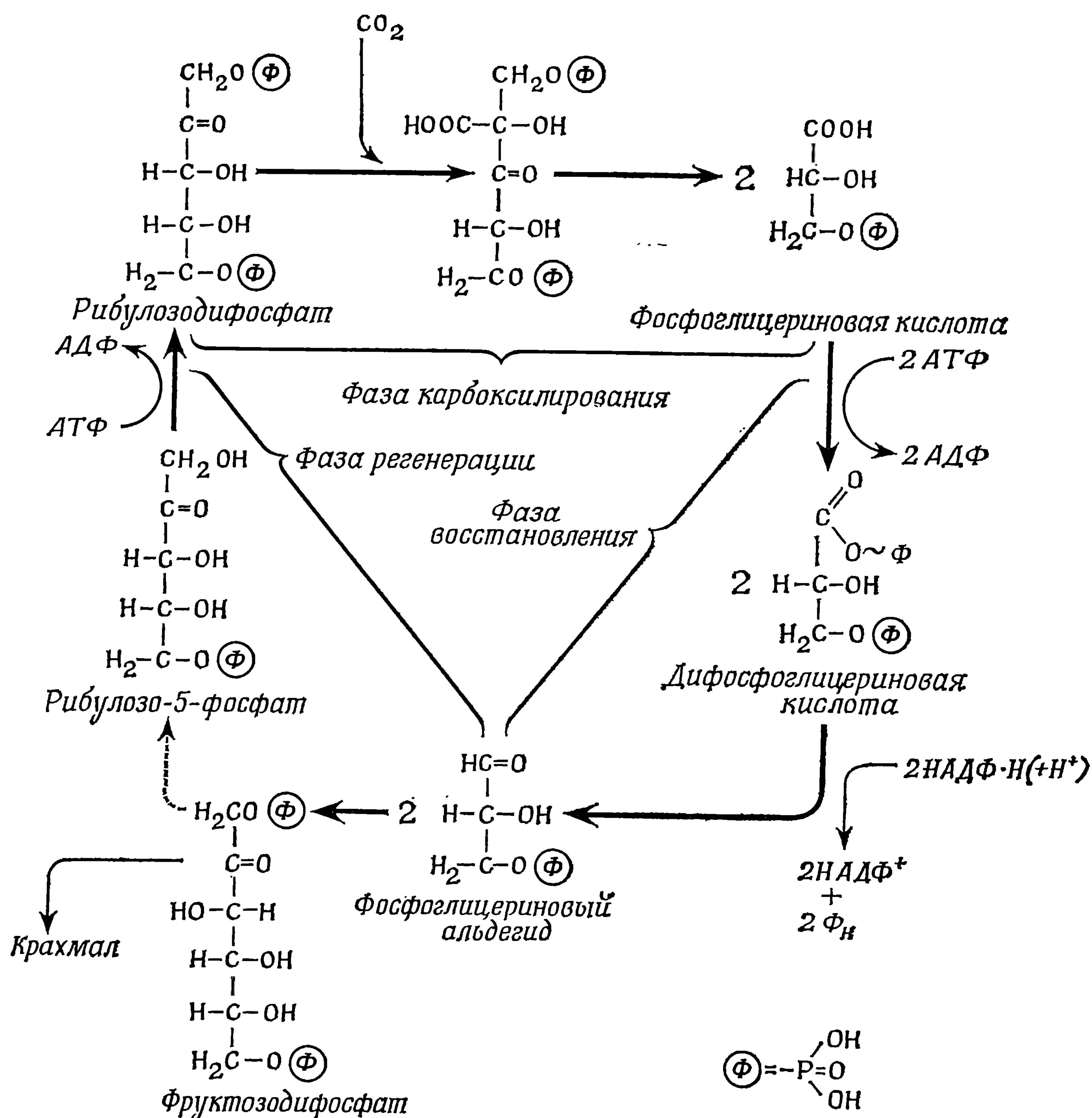


Рис. 65. Схема «темновых» реакций синтеза углеводов, в ходе которых углекислота включается в сахара.

Пунктирная линия, идущая от фруктозо-5-фосфата к рибулозо-5-фосфату, показывает участие в этом процессе ряда реакций пентозофосфатного цикла (ср. рис. 66).

руя выделенные продукты, удалось установить, какие вещества первыми включают метку в ходе этих реакций. «Темновые» реакции синтеза углеводов протекают в определенной циклической последовательности: 1) карбоксилирование, 2) восстановление и 3) регенерация (рис. 65).

Рибулозо-5-фосфат (сахар, содержащий 5 атомов углерода, с фосфатным остатком у углерода в положении 5) подвергается фосфорилированию за счет АТФ , что приводит к образованию рибулозодифосфата. Это последнее вещество карбоксилируется путем присоединения CO_2 , по-видимому, до промежуточного шестиуглеродного продукта, который, однако, немедленно расщепляется с присоединением молекулы воды, образуя две молекулы фосfogлицериновой кислоты. Затем фосfogлицериновая кислота восстанавливается в ходе ферментативной реакции, для осуществления которой необходимо присутствие АТФ и $\text{НАДФ}\cdot\text{H}$ с образованием фосfogлицеринового альдегида (треухуглеродный сахар — триоза). В результате конденса-

ции двух таких триоз образуется молекула гексозы, которая может включаться в молекулу крахмала и таким образом откладываться про запас.

Для завершения этой фазы цикла в процессе фотосинтеза поглощается 1 молекула CO_2 и используются 3 молекулы АТФ и 4 атома H (присоединенных к 2 молекулам $\text{НАД}\cdot\text{H}$). Из гексозофосфата путем определенных реакций пентозофосфатного цикла (рис. 66) регенерирует рибулозофосфат, который снова может присоединить к себе другую молекулу углекислоты.

Ни одну из описанных реакций — карбоксилирование, восстановление или регенерацию — нельзя считать специфичной только для фотосинтезирующей клетки. Единственное обнаруженное у них отличие заключается в том, что для реакции восстановления, в течение которой фосfogлицериновая кислота превращается в фосfogлицериновый альдегид, необходим $\text{НАДФ}\cdot\text{H}$, а не $\text{НАД}\cdot\text{H}$, как обычно.

Световые реакции. Необходимые для осуществления темновых реакций АТФ и НАДФ·Н образуются во время световых реакций. Прежде считали, что при световой реакции в хлоропластах образуется НАДФ·Н, который затем используется митохондриями растительной клетки для синтеза АТФ. Однако клетки листьев — наиболее приспособленных для фотосинтеза органов растения — содержат очень мало митохондрий. В связи с этим Арнон и его сотрудники показали, что изолированные хлоропласты, свободные от митохондрий, могут осуществлять процесс фотосинтеза и должны, следовательно, обладать способностью синтезировать как НАДФ·Н, так и АТФ.

Работая с изолированными хлоропластами, Арнон продемонстрировал возможность полного разграничения световых и темновых реакций. Сначала он освещал хлоропласты в отсутствие CO_2 , но при наличии АДФ и НАДФ·Н. В этих условиях хлоропласты накапливали АТФ и НАДФ·Н и выделяли молекулярный кислород. Затем он экстрагировал ферменты, необходимые для темновых реакций ассимиляции углекислоты, отбрасывал зеленую часть хлоропластов и, используя АТФ и НАДФ·Н, предварительно синтезированные на свету, наблюдал ассимиляцию CO_2 в темноте, т. е. образование системой углеводов, которые можно было выделить и идентифицировать. В других экспериментах к этим ферментам добавляли

НАДФ·Н и АТФ из животных клеток; и в этом случае полученные системы также были способны ассимилировать CO_2 в темноте.

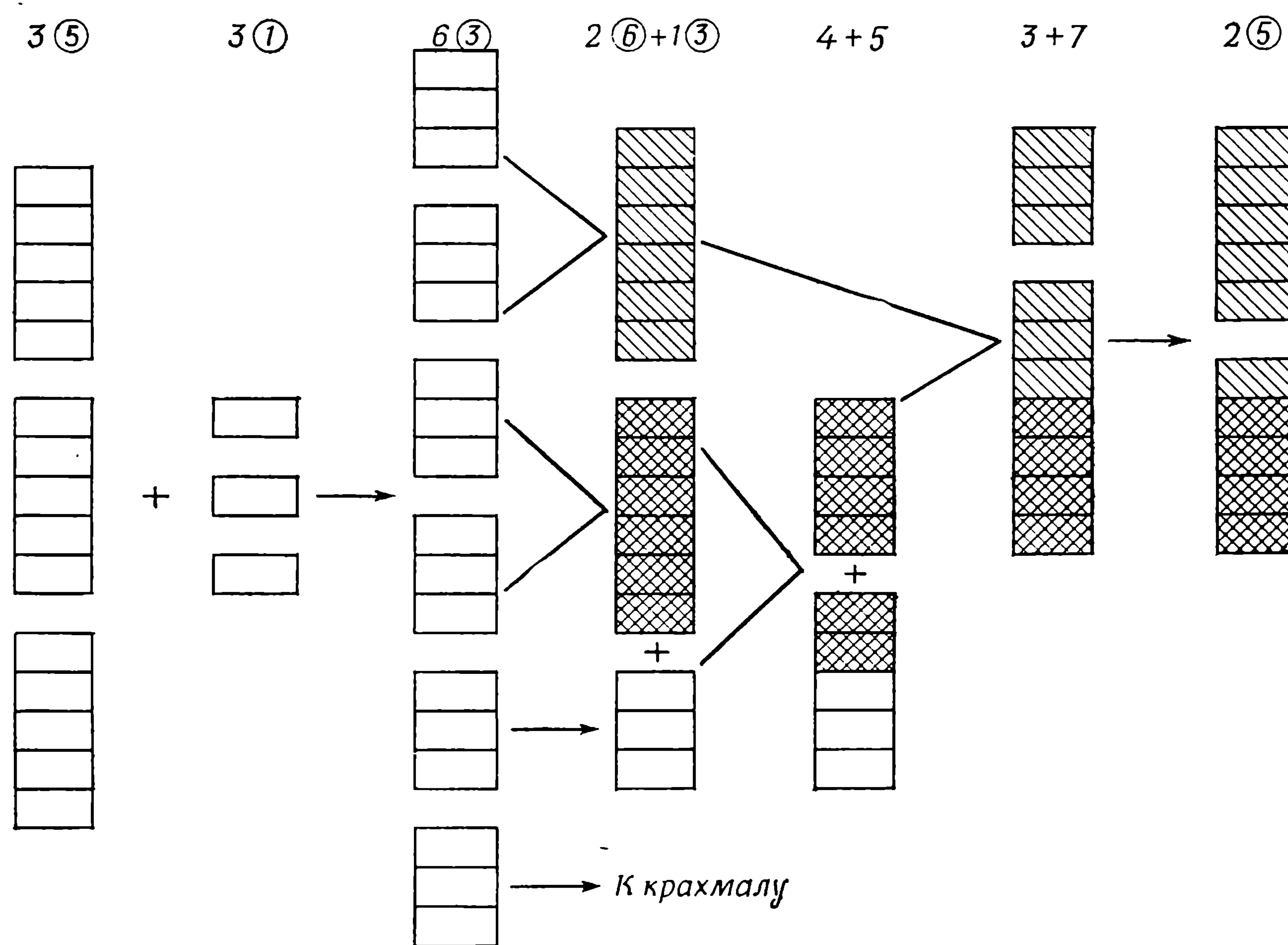
Фотосинтетическое фосфорилирование. В опытах Арнона изолированные хлоропласты, подвергнутые действию света в отсутствие CO_2 и пиридиннуклеотида, но в присутствии больших количеств АДФ и неорганического фосфата, обладали способностью использовать световую энергию для синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Этот процесс был назван *фотосинтетическим фосфорилированием* в отличие от окислительного фосфорилирования, осуществляемого митохондриями (разд. 56).

Хлоропласты содержат цепь переноса электронов, в которую входят флавопротеид, один или несколько цитохромов, железосодержащий белок *ферредоксин*, который может претерпевать циклическое окисление и восстановление, и близкое к убухинону вещество — *пластохинон*. Фотосинтетическое фосфорилирование АДФ с образованием АТФ может происходить в отсутствие кислорода. Тот же процесс был обнаружен в хлоропластах различных зеленых растений и в хлорофиллсодержащих хромофорах некоторых видов фотосинтезирующих бактерий.

При окислительном фосфорилировании энергия, необходимая для присоединения неорганического фосфата (P_H) к АДФ, получается в ре-

Рис. 66. Схематическое изображение реакций, в ходе которых три молекулы пентозы присоединяют к себе три молекулы углекислоты с образованием шести молекул триоз.

Одна из таких триз может быть использована для синтеза гексоз и крахмала. Остальные пять молекул триозы претерпевают ряд дальнейших превращений, в ходе которых два или три «верхних» атома углерода молекулы переносятся как единое целое, регенерируя в конечном итоге три молекулы пентозы. Это создает возможность возобновления цикла.



зультате переноса электрона от донора электронов, находящегося на одном энергетическом уровне, к акцептору электронов, находящемуся на другом энергетическом уровне. Это происходит в три этапа, причем на каждом этапе образуется богатая энергией фосфатная группа ($\sim \text{P}$), которая присоединяется к АДФ с образованием АТФ. Переход электронов (на некоторых этапах электрон присоединяется к протону, в результате чего образуется атом водорода) с одного энергетического уровня на другой сопровождается освобождением энергии. Каждый из этих этапов можно сравнить с водяным колесом, которое вращается благодаря «падению» электрона и приводит в движение процесс присоединения неорганического фосфата к АДФ, для которого необходима энергия. В сущности этот процесс состоит в *переносе энергии*: обычно при переходе электронов с одного энергетического уровня на другой происходит улавливание энергии в форме богатой энергией фосфатной группы. Однако имеется возможность разобщить процесс фосфорилирования и процесс переноса электронов (разд. 56). При окислительном фосфорилировании конечным акцептором электронов служит кислород, а донором электронов — сахар или какое-либо другое органическое вещество.

Поскольку при фотофосфорилировании используется только свет, а кислород и молекулы субстрата отсутствуют, доноры и акцепторы электронов должны находиться в самих хлоропластах. Арнон предположил, что обе эти функции может осуществлять молекула хлорофилла. Свет, попадая на молекулу хлорофилла, выбивает из нее один электрон (рис. 67). Молекула, потерявшая один электрон, может служить акцептором электронов (*хлорофилл⁺*). Если такая молекула просто получит назад тот же электрон, то произойдет выделение световой энергии в виде тепла и флуоресценции (этим обусловлена флуоресценция чистого хлорофилла). Если же освободившийся электрон присоединится к молекуле ферредоксина, то он может затем вернуться к хлорофиллу через ряд последовательных этапов, несколько напоминающих этапы окислительного фосфорилирования. Электроны переходят от ферредоксина к флавопротеину, к цитохрому и затем к хлорофиллу; при этом в результате переноса энергии электрона при участии фосфорилирующей ферментной системы образуются две макроэргические фосфатные связи $\sim \text{P}$. Благодаря этому переносу электронов — из молекулы хлорофилла через ферредоксин, флавопротеин и цитохром снова на хлорофилл — часть лучистой энергии сохра-

няется в форме химической энергии, а не рассеивается в виде флуоресценции и тепла. Специфичными для фотосинтеза являются только освобождение под действием света богатой энергией электрона и природа первичного акцептора электронов — хлорофилла. Этот процесс фотосинтетического фосфорилирования — первичная реакция фотосинтеза, ответственная за образование по крайней мере части АТФ, необходимого для темновой реакции ассимиляции CO_2 ; однако этот процесс не имеет отношения ни к образованию НАДФ · Н, также необходимому для темновой реакции, ни к расщеплению воды до водорода и кислорода.

Нециклическое фотофосфорилирование. Образование НАДФ · Н связано с довольно сходной системой переноса электронов, но в этом случае процесс не является циклическим, а электроны, поставляемые водой, поглощая световую энергию, достигают уровня, достаточного для образования восстановленного пиридиннуклеотида. Возбуждение хлорофилла *a* светом приводит к потере им электронов с высокой энергией, которые передаются ферредоксину и восстанавливают его, а затем переходят к НАДФ⁺, восстанавливая его до НАДФ · Н. Электроны, необходимые для возвращения хлорофилла *a*⁺ в основное состояние, образуются, по-видимому, при возбуждении хлорофилла *b*. Эти высокоэнергетические электроны переходят к ферредоксину и затем через флавопротеин и цитохромы — к хлорофиллу *a*. На последнем этапе происходит фосфорилирование АДФ до АТФ (рис. 68). Как *нециклическое фотофосфорилирование*, так и описанный выше циклический процесс катализируются одной и той же цепью переносчиков электронов. Однако при циклическом фотофосфорилировании электроны возвращаются от хлорофилла *a* снова к хлорофиллу *a*, тогда как при нециклическом фотофосфорилировании электроны переходят от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a*.

Электроны, необходимые для возвращения хлорофилла в его основное состояние, поставляются, вероятно, ионами OH^- , образующимися при диссоциации воды. Некоторая часть молекул воды диссоциирует на ионы H^+ и OH^- . В результате потери электронов ионы OH^- превращаются в радикалы ($\text{OH}^\cdot$), которые в дальнейшем дают молекулы воды и газообразного кислорода (рис. 69).

Этот аспект теории подтверждается результатами опытов с водой и CO_2 , меченными ^{18}O . Согласно этим результатам, весь газообразный кислород, выделяющийся при фотосинтезе, происходит из воды, а не из CO_2 . Реакции расщепления воды до сих пор еще подробно не изу-

Рис. 67. Схематическое изображение реакций циклического фотофосфорилирования.

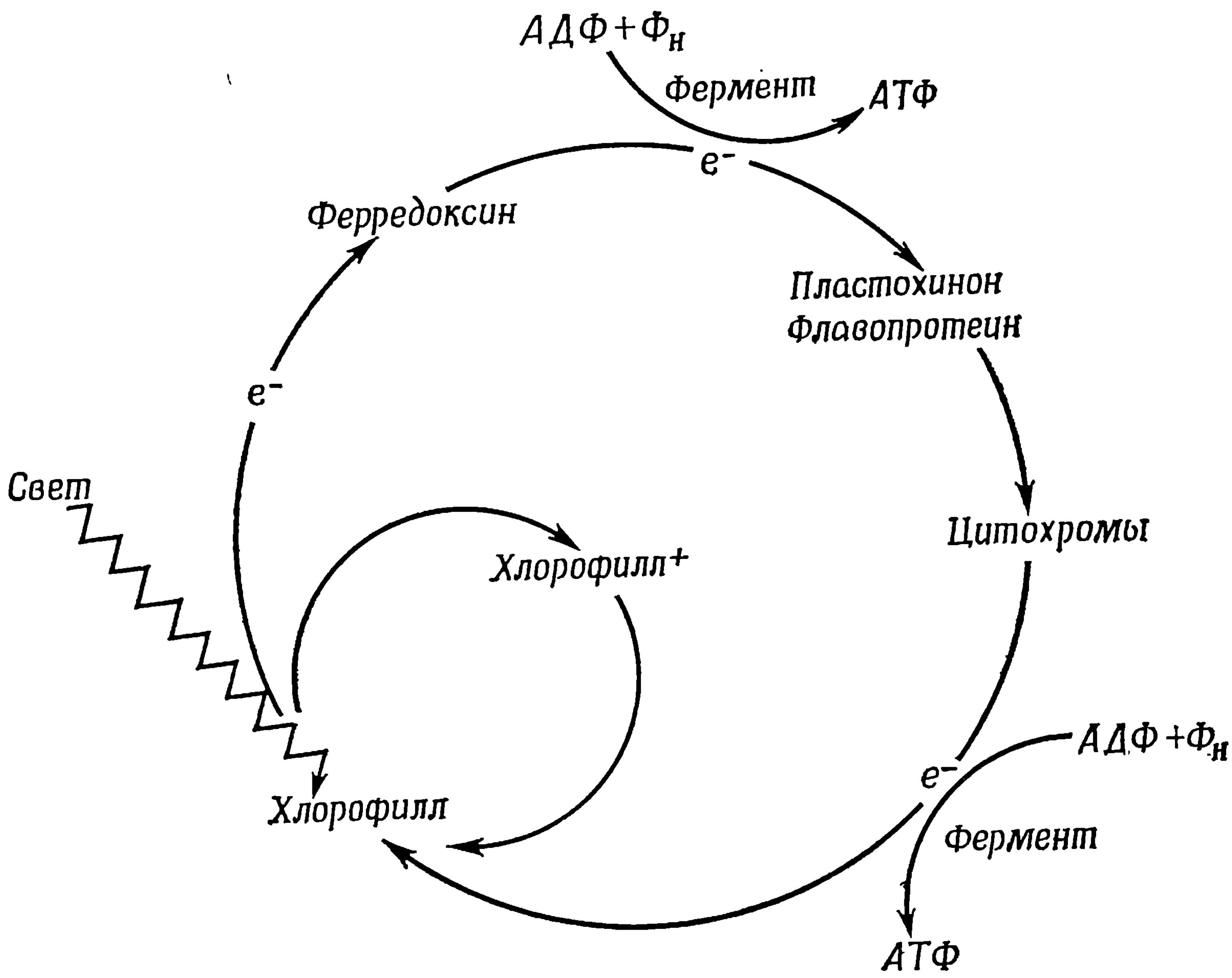
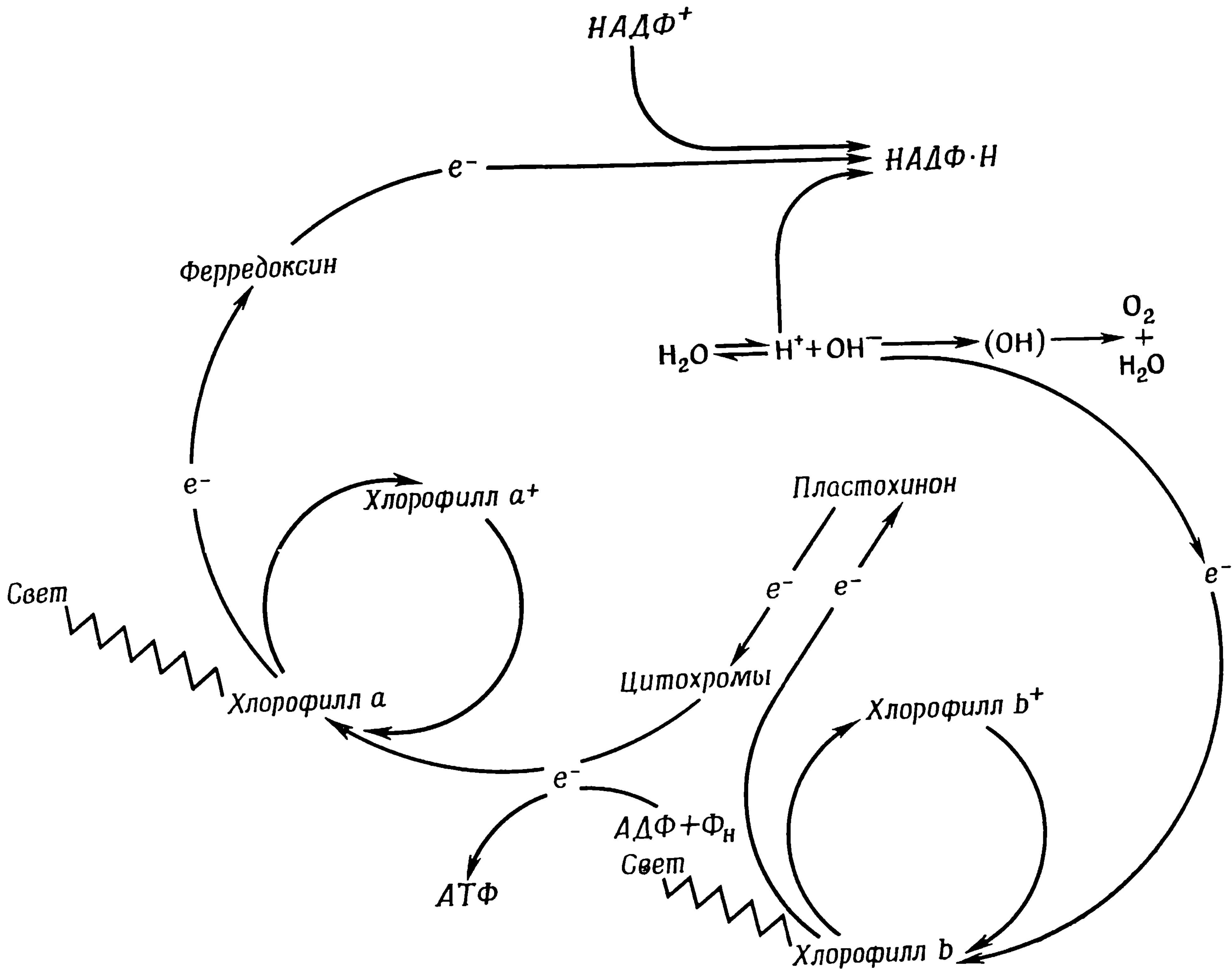


Рис. 68. Схематическое изображение реакций нециклического фотофосфорилирования.



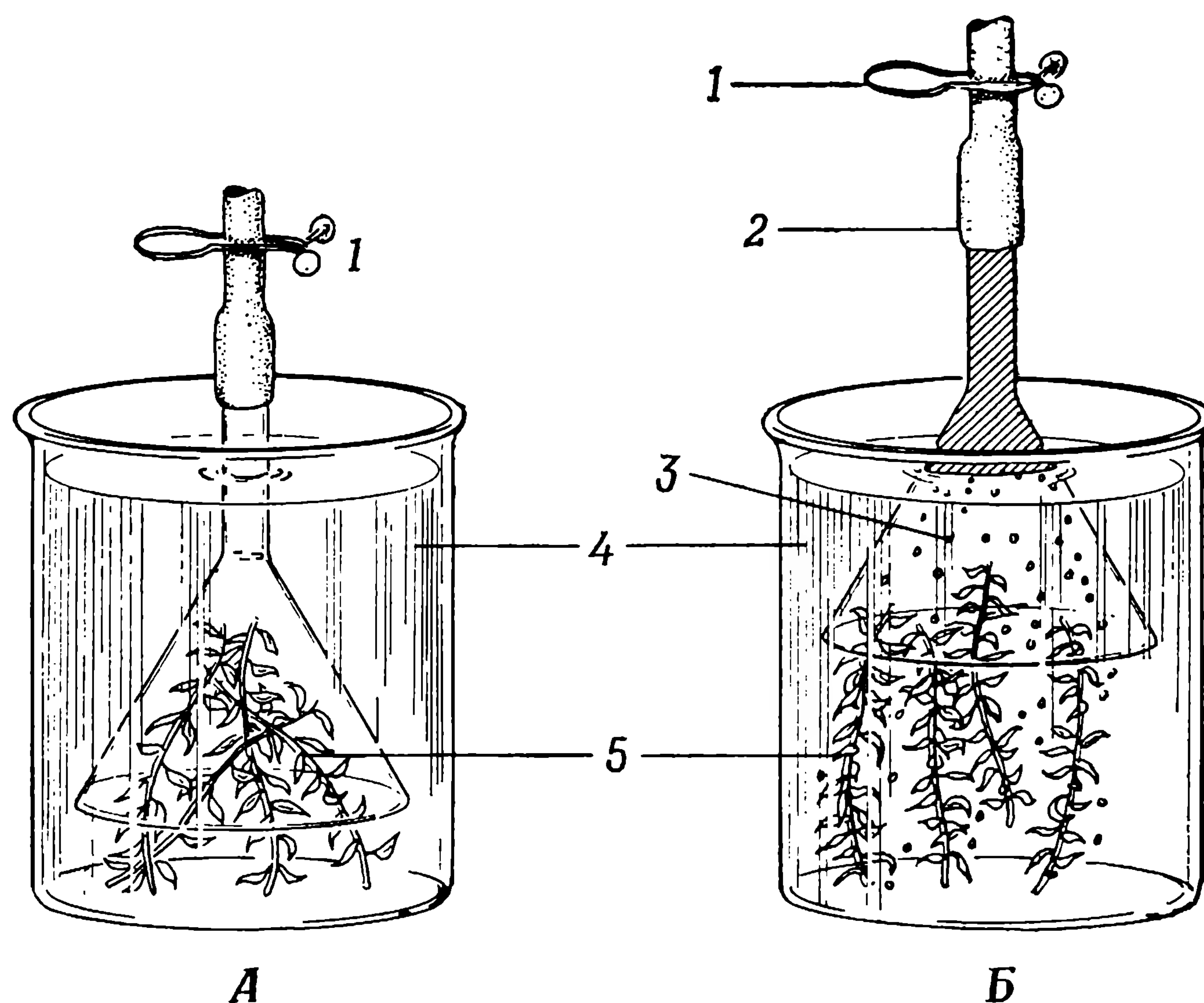


Рис. 69. Опыт, демонстрирующий выделение кислорода при фотосинтезе.

А. Элодею или какое-нибудь другое водное растение помещают в сосуд с водой и накрывают стеклянной воронкой. Б. Воронку приподнимают и растение помещают на свет. Пузырьки выделяющегося газа пакапливаются в горлышке воронки. К концу горлышка подносят тлеющую лучинку и медленно снимают зажим с резиновой трубки, надетой на горлышко воронки; лучинка разгорается ярким пламенем, показывая, что выделяющийся газ — кислород. 1 — зажим; 2 — резиновая трубка; 3 — кислород; 4 — вода; 5 — элодея.

чены. Ясно, однако, что осуществление всех последовательных реакций нециклического фотофосфорилирования (рис. 68), в том числе возбуждение одной молекулы хлорофилла *a* и одной молекулы хлорофилла *b*, должно приводить к образованию одной молекулы НАДФ · Н, двух или более молекул АТФ из АДФ и Φ_H и к выделению одного атома кислорода. Для этого необходимо по крайней мере четыре кванта света — по два для каждой молекулы хлорофилла.

У некоторых фотосинтезирующих бактерий, например у пурпурной серобактерии *Chromatium*, в процессе аналогичных реакций активация хлорофилла под влиянием света приводит к повышению энергетического уровня электронов. Такие электроны могут затем восстанавливать либо пиридиннуклеотиды (как у зеленых растений), либо молекулярный азот до аммиака, либо протоны до газообразного водорода.

Возможно, что циклическое фотофосфорилирование — наиболее примитивный процесс, возникший раньше других, когда атмосфера Земли не содержала кислорода или была им бедна. Оно просто давало возможность примитивным организмам синтезировать АТФ в анаэробных условиях не в ходе брожения, а иным путем.

Следующей ступенью в процессе эволюции было, по-видимому, нециклическое фотофосфорилирование такого типа, как у некоторых ныне живущих бактерий; у этих бактерий происходит восстановление пиридиннуклеоти-

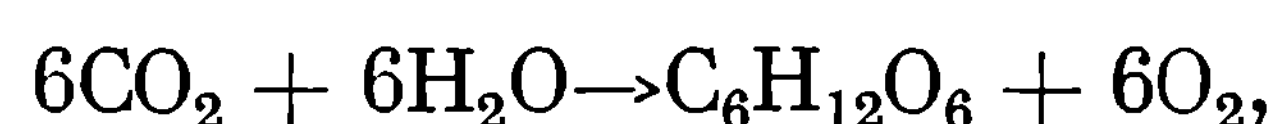
дов (которые после этого могут быть использованы в реакциях биосинтеза), но донорами электронов служат молекулы тиосульфата или янтарной кислоты. Третья ступень, достигнутая зелеными водорослями, — это способность использовать при фотофосфорилировании в качестве доноров электронов молекулы воды вместо тиосульфата или янтарной кислоты. Выработав систему, позволяющую получать необходимые для процессов восстановления электроны из молекул воды, зеленые растения получили возможность жить почти повсюду, а не только в тех местах, где имеются источники специальных доноров электронов, например тиосульфат.

По мере расселения и размножения растений они выделяли в атмосферу молекулы кислорода и обеспечили тем самым возможность дальнейшей биохимической эволюции животных и других организмов, которым необходим молекулярный кислород.

Общая эффективность процесса фотосинтеза довольно высока. Можно подсчитать, что для химического восстановления 1 моля CO_2 до уровня углевода понадобилось бы около 120 ккал. Энергия наиболее эффективного в процессе фотосинтеза красного света с длиной волны около 680 нм составляет 41—42 ккал на 1 моль. Если бы к. п. д. процесса был равен 100%, то для восстановления каждой молекулы CO_2 было бы достаточно 3 квантов энергии. Определения, производившиеся в самых различных условиях, показали, что на восстановление одной молекулы CO_2 требуется от 4 до

12 квантов (по новейшим подсчетам — в среднем 5 или 6).

Таким образом, суммарный процесс фотосинтеза, который приводит к образованию органических молекул согласно уравнению



чрезвычайно сложен; он не менее сложен, чем процесс клеточного дыхания, в ходе которого эти органические молекулы впоследствии разрушаются. В результате световых реакций благодаря замечательным свойствам хлорофилла происходит высокоэффективное поглощение лучистой энергии Солнца и (при участии ферредоксина, цитохромов и других соединений, содержащихся в мембранах гран) образование НАДФ · Н, АТФ и молекулярного кислорода.

В дальнейшем в процессе темновых реакций ферменты, находящиеся в строме хлоропластов, конденсируют углекислоту с рибулозодифосфатом до образования двух молекул фосфоглицериновой кислоты. Последняя превращается затем в фосфоглицериновый альдегид (процесс, в котором участвует АТФ и НАДФ · Н). В результате конденсации двух молекул фосфоглицеринового альдегида образуется фруктозодифосфат. Сложная цепь ферментативных реакций переноса двух- и трехуглеродных единиц от одного углевода к другому приводит в конечном счете к регенерации рибулозофосфата и к синтезу глюкозы.

46. ЛИСТ И ЕГО ФУНКЦИИ

Для того чтобы мог происходить фотосинтез, клеткам зеленых растений необходим постоянный приток воды, двуокиси углерода и лучистой энергии. Водоросли и другие растения, обитающие в пресноводных водоемах или морях, получают все это в изобилии из воды. У наземных растений для обеспечения снабжения питательными веществами и максимально эффективного фотосинтеза в процессе эволюции развились корни, стебли, листья и специальные проводящие ткани — ксилема и флоэма. Корни закрепляют растение в почве, поддерживают стебель в вертикальном положении, поглощают воду и минеральные вещества из почвы и транспортируют их в стебли и листья.

Каждый лист представляет собой специализированный орган питания, осуществляющий фотосинтез. Листья обычно бывают широкими и плоскими; такая их форма обеспечивает создание максимальной поверхности для поглощения солнечных лучей и для газообмена.

Листья закладываются в верхушечной меристеме стебля в виде последовательно образующихся выростов — *листовых зачатков*. Каждый вырост претерпевает клеточное деление, рост и дифференциацию, что приводит к образованию миниатюрного, но вполне сформированного листа. Весной листья начинают быстро расти, сбрасывают почечные чешуи, разворачиваются и достигают своих конечных размеров (преимущественно за счет поглощения воды). Листья большинства растений лишены меристематической ткани и поэтому живут недолго — несколько недель (листья некоторых пустынных растений), несколько месяцев (листья большинства деревьев) и 3—4 года (игловидные листья вечнозеленых растений).

У типичного двудольного растения лист состоит из *черешка*, которым он прикрепляется к стеблю, и широкой *листовой пластинки*, которая может быть простой или сложной, т. е. состоять из нескольких частей. Черешок может быть очень коротким, а у некоторых растений он совершенно отсутствует. На поперечном срезе видно, что черешок, подобно стеблю, состоит из сосудистых пучков, связанных, с одной стороны, с пучками стебля, а с другой — с пучками средней жилки листовой пластинки. В пределах листовой пластинки пучки проводящих тканей — ксилемы и флоэмы — многократно ветвятся и образуют *жилки*.

Микроскопическое изучение поперечного среза листа (рис. 70) показывает, что он состоит из клеток различного рода. Наружные клетки верхней и нижней поверхности листа составляют бесцветный защитный слой, называемый *эпидермисом*, который выделяет воскоподобное вещество — *кутин*. Эпидермальные клетки — тонкие, крепкие, прозрачные, с прочными стенками — хорошо приспособлены к тому, чтобы служить защитой для нижележащих клеток, снижать потери воды, но вместе с тем пропускать свет. По поверхности эпидермиса разбросаны многочисленные мелкие поры, называемые *устьицами*. Каждое устьице окружено двумя *замыкающими клетками*, которые, меняя свою форму, могут изменять величину поры, регулируя тем самым расход воды и газообмен. В отличие от эпидермальных клеток замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты. На 1 мм² листа приходится от 50 до 500 устьиц, причем у большинства видов их значительно больше на нижней поверхности листа, чем на верхней.

У фасовидных замыкающих клеток стенки, обращенные к щели, толще, чем на противоположной стороне. Как правило, устьица открываются на свету и закрываются в темноте.

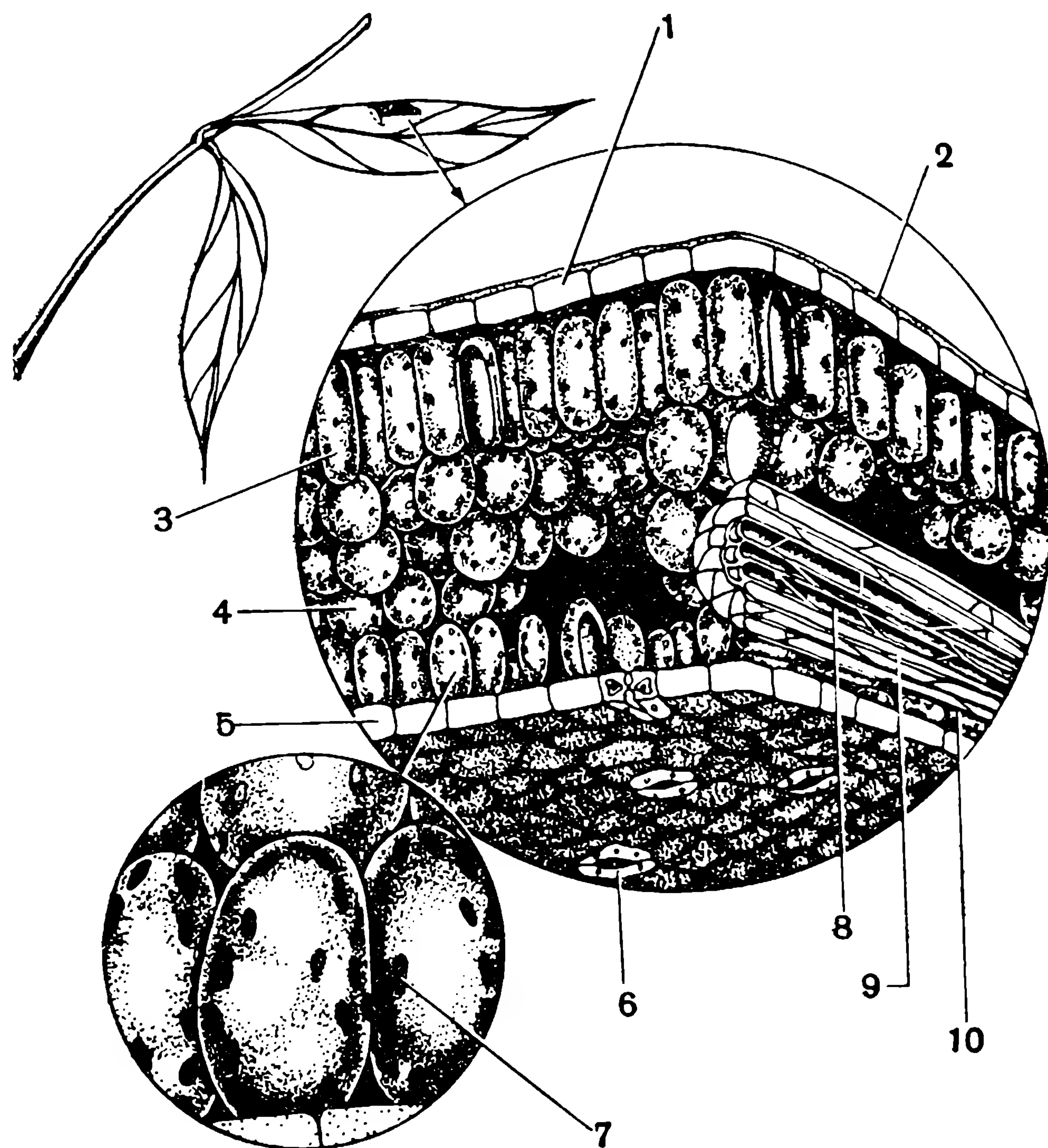


Рис. 70. Схематическое изображение микроскопического строения листа (справа видна часть небольшой жилки).

1 — верхний слой эпидермиса; 2 — кутикула; 3 — палисадные клетки; 4 — губчатый мезофилл; 5 — нижний слой эпидермиса; 6 — устьице; 7 — хлоропласт; 8 — ксилема; 9 — флоэма; 10 — обложка жилки.

Открывание и закрывание устьиц регулируется изменениями тургорного давления в замыкающих клетках (рис. 71). При повышении тургорного давления обращенные наружу стенки замыкающих клеток выпячиваются; это вызывает соответствующее искривление внутренних стенок, в результате чего они отходят друг от друга, так что между ними образуется устьичная щель. Когда тургорное давление в замыкающих клетках снижается, эластичные внутренние стенки восстанавливают свою первоначальную форму и устьица закрываются.

Механизм повышения тургорного давления сложен; в частности, он связан с образованием глюкозы и других осмотически активных веществ в результате фотосинтетической активности самих замыкающих клеток. Свет вызывает также ряд последовательных ферментативных реакций, которые приводят к превращению запасного крахмала замыкающих клеток (молекулы крахмала крупны, нерастворимы и осмотически неактивны) в глюкозу, молекулы которой невелики, растворимы и осмотически активны. Опыты показали, что на свету тур-

горное давление замыкающих клеток может возрасти в 3 раза и даже более. Усиление освещения вызывает повышение интенсивности фотосинтеза и скорости использования углекислоты. При этом концентрация углекислоты в листе уменьшается, что приводит к увеличению рН системы. В условиях высокого рН активируется фермент фосфорилаза, превращающая крахмал в глюкозо-1-фосфат. Глюкозо-1-фосфат превращается в глюкозу, содержание глюкозы в замыкающих клетках повышается, осмотическое поступление воды в эти клетки увеличивается, их тургорное давление возрастает и устьица открываются! В темноте процесс идет в обратном направлении.

Открывание устьиц обеспечивает поступление углекислоты в лист и создает предпосылки для осуществления фотосинтеза. В отсутствие света фотосинтез в замыкающих клетках (как и во всех других) прекращается, тургорное давление снижается и устьица закрываются. Если в жаркий сухой день корни доставляют недостаточно воды, то замыкающие клетки уже не могут оставаться в тургесцентном состоянии, и устьица закрываются, сберегая таким образом то небольшое количество влаги, которое доступно растению.

Большая часть толщи листа между верхним и нижним эпидермисом заполнена тонкостенными клетками — *мезофиллом*, — содержащими много хлоропластов. Ткань мезофилла вблизи верхнего эпидермиса состоит обычно из цилиндрических *палисадных клеток*, тесно примыкающих друг к другу и расположенных так, что их длинная ось перпендикулярна поверхности эпидермиса. Остальные клетки мезофилла расположены очень рыхло и между ними остаются большие воздушные пространства.

В результате многократного ветвления жилок создается тонкая сеть, пронизывающая весь лист, так что любая клетка мезофилла оказывается вблизи одной из жилок. Каждая жилка содержит ткани ксилемы и флоэмы. Ксилема расположена на верхней стороне жилки, а флоэма — на нижней. В самых тонких жилках имеется всего несколько сосудов ксилемы и трахеид и несколько ситовидных трубок флоэмы.

У ряда пустынных растений листья толстые и мясистые; они служат местом хранения запасов воды. В листьях кубышки и других водных растений имеются большие воздушные полости, благодаря которым они удерживаются на поверхности воды. В листьях многих растений, например капусты, откладываются про запас значительные количества питательных веществ. Выше уже упоминалось о способности листьев

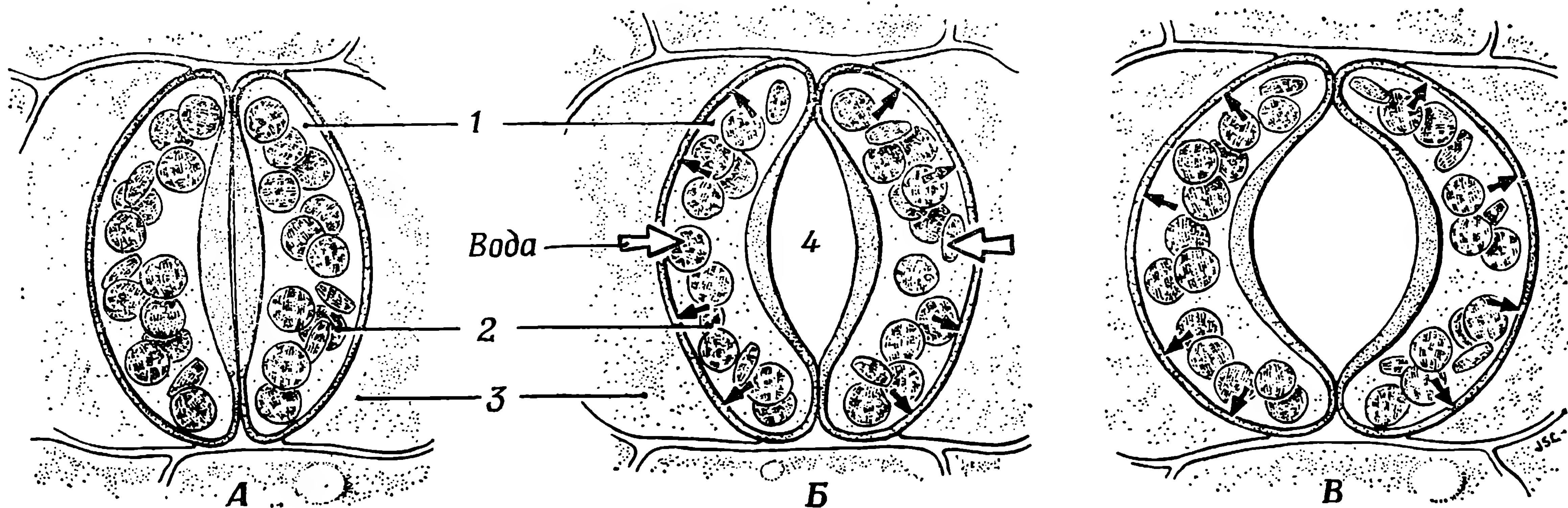


Рис. 71. Регулирование размеров устьичной щели замыкающими клетками.

А. Щель почти закрыта. Б. При накоплении осмотически активных веществ, например глюкозы, вода проникает в замыкающие клетки, тургорное давление возрастает и замыкающие клетки изгибаются таким образом, что размер устьичной щели увеличивается. В. Устьице открыто.

1 — замыкающие клетки; 2 — хлоропласт; 3 — клетки эпидермиса; 4 — устьичная щель.

некоторых растений, например саррацении и венериной мухоловки, улавливать насекомых.

Опадение листьев осенью обусловлено изменениями, происходящими в месте прикрепления черешка к стеблю. У основания черешка в поперечном направлении образуется специальный слой (так называемый *отделительный слой*) тонкостенных, рыхло расположенных клеток, ослабляющий основание листа. Клетки, ближайшие к стеблю, пробковеют и образуют защитный слой, который сохраняется после опадения

листа. После того как сформировался отделительный слой, черешок связан со стеблем только эпидермисом и ломкими сосудистыми пучками. Поэтому при сильном ветре листья опадают. Изменение окраски листьев происходит частично за счет разрушения зеленого хлорофилла (в результате чего выявляются желтый ксантофилл и оранжевый каротин, прежде маскировавшиеся зеленым пигментом), а частично — за счет синтеза в клеточном соке красного и пурпурного пигментов — *антоцианов*.

КЛЕТОЧНОЕ ДЫХАНИЕ

47. БИОЛОГИЧЕСКОЕ ОКИСЛЕНИЕ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ

Клеточным дыханием называют совокупность протекающих в каждой клетке ферментативных процессов, в результате которых молекулы углеводов, жирных кислот и аминокислот расщепляются в конечном счете до углекислоты и воды, а освобождающаяся биологически полезная энергия запасается клеткой и затем используется. Многие ферменты, катализирующие эти реакции, находятся в стенках и кристах митохондрий.

На все проявления жизни — рост, движение, раздражимость, самовоспроизведение и другие — клетка должна затрачивать энергию. Живые клетки — не тепловые машины: они не могут использовать для осуществления всех этих процессов тепловую энергию, а поэтому вынуждены использовать энергию химическую главным образом энергию *макроэргических фосфатных связей* ($\sim \Phi$). Эти связи обладают сравнительно высокой *свободной энергией гидролиза* ΔG ; иными словами, разность между энергией исходных веществ и энергией продуктов, образующихся после расщепления такой связи, относительно велика. Однако свободная энергия гидролиза не локализована в ковалентной связи, соединяющей атом фосфора с атомом кислорода или азота. Поэтому выражение «богатая энергией (или макроэргическая) фосфатная связь», строго говоря, является неверным, но оно настолько укоренилось, что вряд ли будет заменено другим.

Все живые клетки получают биологически полезную энергию за счет ферментативных реакций, в ходе которых электроны переходят с одного энергетического уровня на другой. Для большинства организмов конечным акцептором электронов служит кислород, который, реагируя с электронами и ионами водорода, образует молекулу воды. Передача электронов кислороду происходит при участии заключенной в митохондриях ферментной системы — *системы переноса электронов*.

Электроны отнимаются от молекулы какого-либо питательного вещества и переносятся (под

действием специфических ферментов) на какой-нибудь первичный акцептор. Другие ферменты отнимают электроны от первичного акцептора, последовательно передают их различным компонентам системы переноса электронов и в конце концов присоединяют их к кислороду (рис. 72).

Главным источником макроэргических фосфатных связей ($\sim \Phi$) в клетке служит поток электронов, передающихся по системе переноса электронов от одного акцептора к другому. Этот поток электронов получил название *электронного каскада*. Представим себе, что этот поток на своем пути проходит через ряд водопадов; каждый водопад вращает турбину ферментативной реакции, в ходе которой энергия электронов связывается в биологически полезной форме — в виде энергии макроэргических соединений, таких, как аденозинтрифосфат (АТФ).

АТФ служит «энергетической валютой» клетки и используется во всех реакциях обмена, требующих затраты энергии. Богатые энергией молекулы не перемещаются свободно из одной клетки в другую, а образуются в том месте, где они должны быть использованы. Например, макроэргические связи АТФ, служащие источником энергии для реакций, связанных с мышечным сокращением, образуются в самих мышечных клетках.

Процесс, в котором атомы или молекулы теряют электроны (e^-), называют *окислением*, а обратный процесс — добавление электронов к атому или молекуле — *восстановлением*. Простым примером окисления и восстановления служит следующая обратимая реакция:



Реакция, идущая вправо, представляет собой окисление (отнятие электрона), а идущая влево — восстановление (присоединение электрона). Все окислительные реакции (при которых происходит отнятие электрона) должны сопровождаться восстановлением — реакцией, в которой электроны захватываются какой-нибудь другой молекулой, так как они не существуют в свободном состоянии.

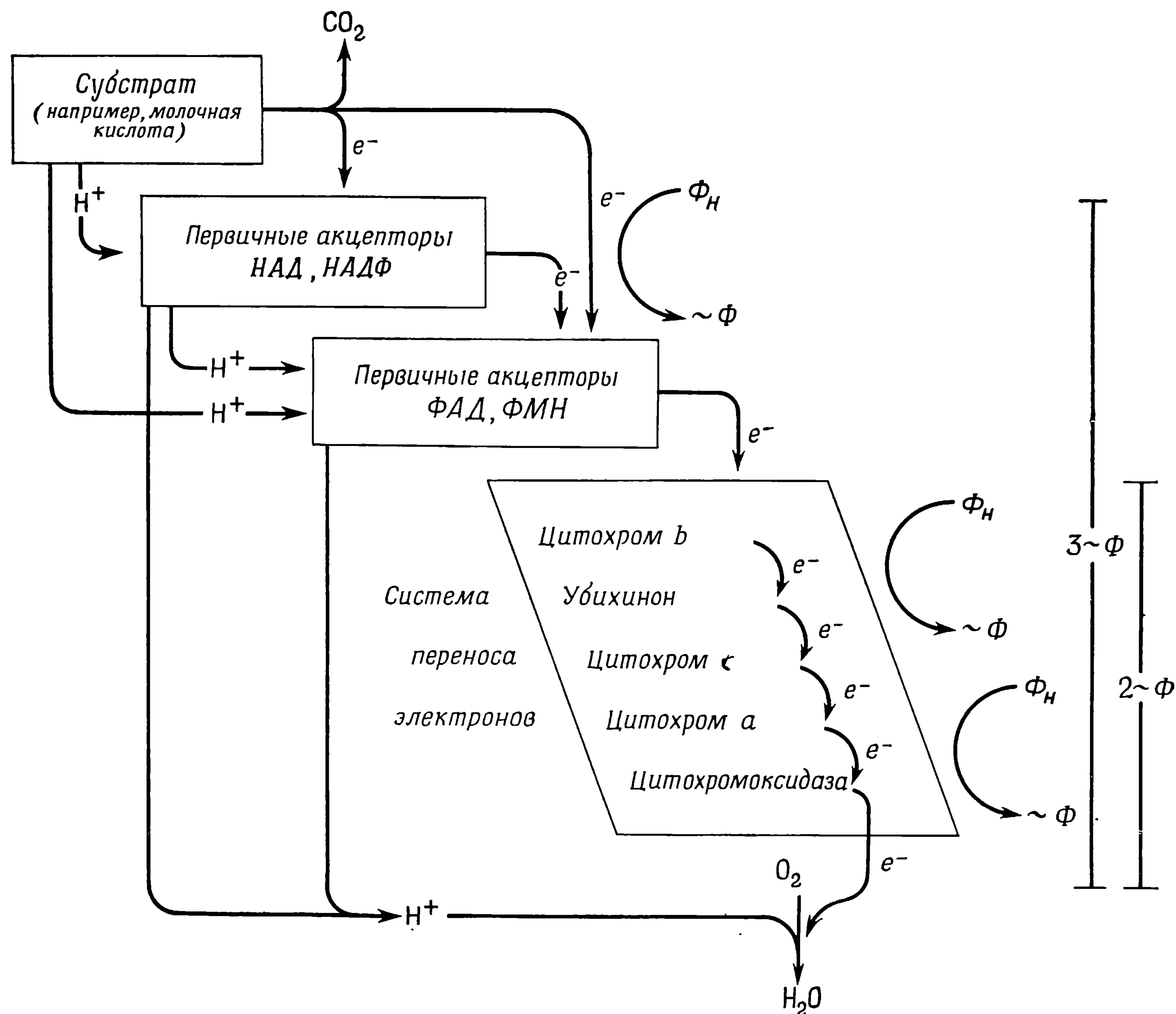


Рис. 72. Схема «электронного каскада» — цепи метаболических реакций, в процессе которых электроны передаются с субстрата на кислород и происходит накопление энергии в биологически полезной форме — в виде макроэргических фосфатных связей (~Ф).

Передача электронов через систему переноса электронов происходит путем ряда последовательных реакций окисления — восстановления, которые в совокупности носят название *биологического окисления*. Если при этом энергия потока электронов накапливается в форме макроэргических фосфатных связей (~Ф), то процесс называется *окислительным фосфорилированием*. В большинстве биологических систем одновременно отщепляются два электрона и два протона (т. е. два атома водорода). Этот процесс известен под названием *дегидрирования*.

Специфические соединения, которые образуют систему переноса электронов и которые попеременно окисляются и восстанавливаются, называются *цитохромами*. Известно несколько цитохромов — a , b и c ; каждый из них представляет собой белковую молекулу, к которой присоединена химическая группировка, назы-

ваемая *гемом*, подобная той, которая входит в состав гемоглобина (разд. 243). В центре гема находится атом железа, который попеременно окисляется и восстанавливается, превращаясь из Fe^{2+} в Fe^{3+} и обратно, отдавая или принимая один электрон.

Еще один компонент системы переноса электронов, называемый *убихиноном* (так как он встречается повсюду!) или коферментом Q, состоит из шестичленного углеродного кольца, способного присоединять и отдавать электроны, и очень длинного «хвоста». Последний состоит из 10 одинаковых групп, по 5 углеродных атомов в каждой. Эта повторяющаяся единица, называемая *изопреноидной группой*, служит также основной структурной единицей в молекулах каучука, стерина и стероидов.

Все реакции биологического окисления происходят с участием ферментов, причем каждый фермент строго специфичен и катализирует

либо окисление, либо восстановление вполне определенных химических соединений. При дегидрировании тот или иной фермент может отщеплять лишь определенные атомы водорода, занимающие определенное пространственное положение в молекуле.

48. ОКИСЛЕНИЕ МОЛОЧНОЙ КИСЛОТЫ

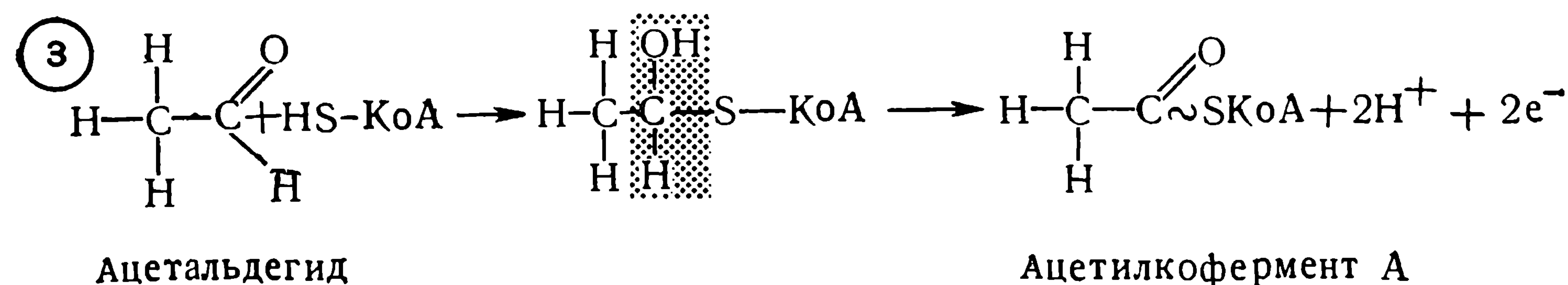
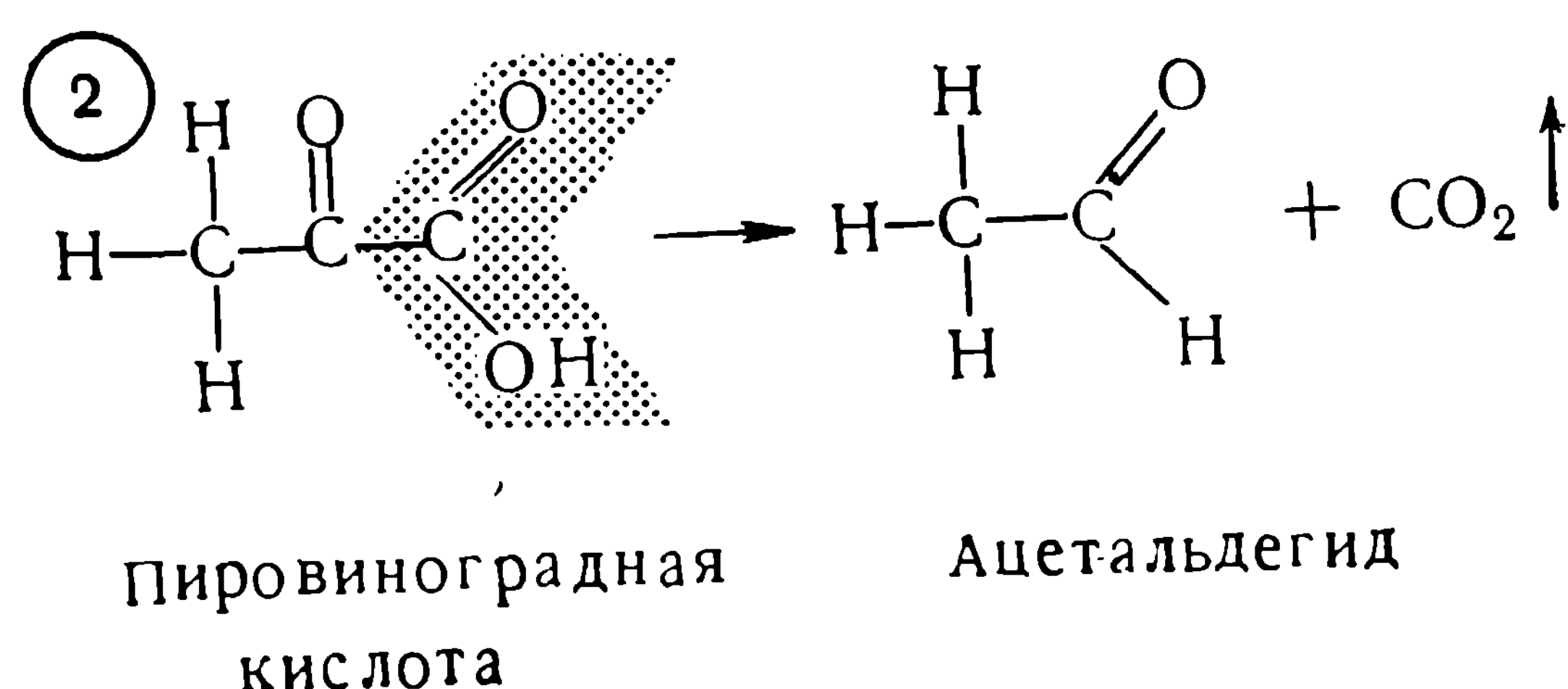
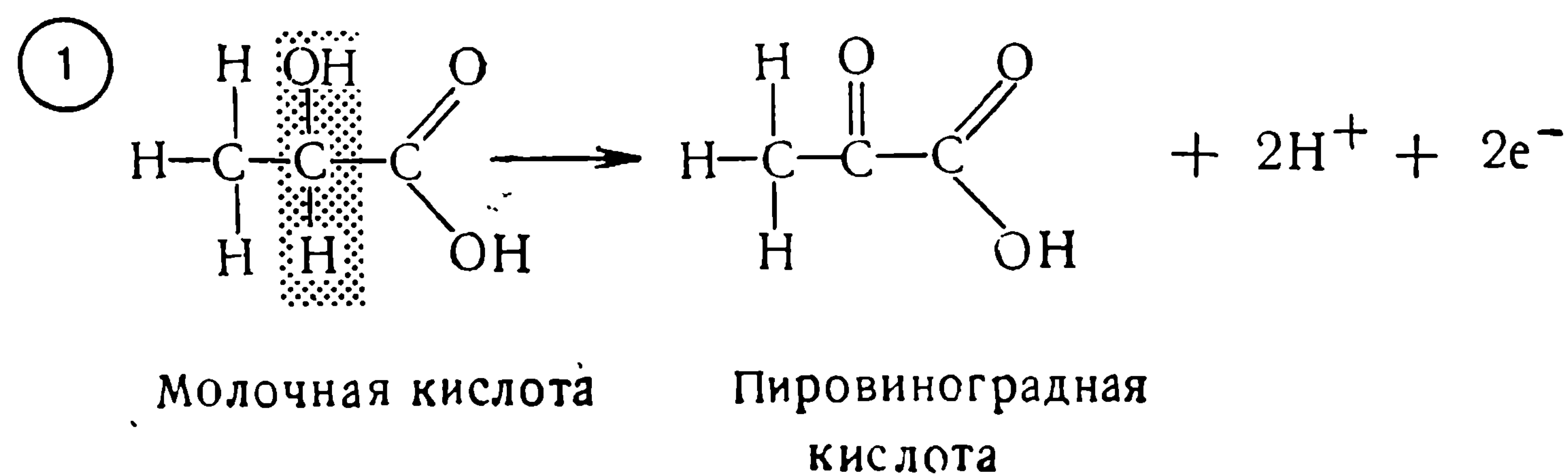
Примером биологического окисления может служить окисление молочной кислоты (кислота, содержащаяся в простокваше) — важного промежуточного вещества в реакциях обмена (реакция 1); эта реакция катализируется *лактатдегидрогеназой*.

Окисление молочной кислоты представляет собой реакцию дегидрирования, в которой при помощи фермента от группировки $\text{H} - \text{C} - \text{OH}$ отщепляется два атома водорода. В ней, как и во всех других реакциях дегидрирования, электроны переносятся на *первичный акцептор*, которым в данном случае служит НАД^+ (разд. 35). Дегидрогеназа не может непосредственно действовать на продукт реакции дегидрирования — *пировиноградную кислоту*; в силу особенностей структуры этой кислоты ее молекула должна сперва определенным образом перестроиться под действием другого фермента. Поэтому пировиноградная кислота сначала под-

вергается *декарбоксилированию*, в процессе которого ее молекула теряет молекулу двуокиси углерода (реакция 2).

Вся двуокись углерода, которую мы выдыхаем, образуется в результате подобного декарбоксилирования. Ее источником в биологических системах служит только карбоксильная группа ($-\text{COOH}$). Продукт реакции декарбоксилирования — *ацетальдегид* — содержит два атома углерода вместо трех; тем не менее структура его все еще остается «неудобной» для дегидрирования, поэтому ацетальдегид вступает в *подготовительную реакцию*, в результате которой возникает структура $\text{H} - \text{C} - \text{OH}$,

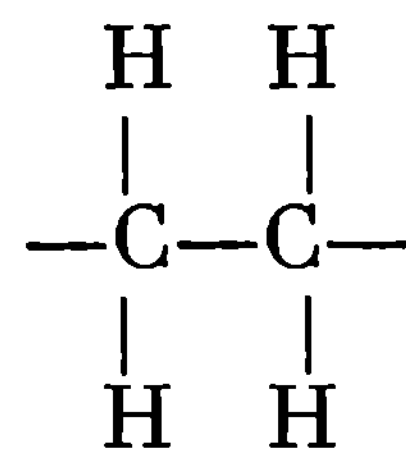
«удобная» для процесса дегидрирования. Происходит особая реакция, в которой участвует большая и сложная молекула органического вещества, называемого *коферментом А*, сокращенно $\text{KoA} - \text{SH}$. В этом сокращенном обозначении SH (сульфгидрильная группа, состоящая из серы и водорода) соответствует активному концу, а KoA — всей остальной части этой сложной молекулы. При соединении кофермента А с ацетальдегидом получается комплекс, содержащий в себе структуру $\text{H} - \text{C} - \text{OH}$, которая может быть дегидрирована с образованием ацетилкофермента А (реакция 3).



49. ОКИСЛЕНИЕ ЯНТАРНОЙ КИСЛОТЫ

Примером дегидрирования другого типа, которому могут подвергаться молекулы, имеющие иную конфигурацию, служит окисление янтарной кислоты (реакция 4).

При дегидрировании молекул, содержащих группу



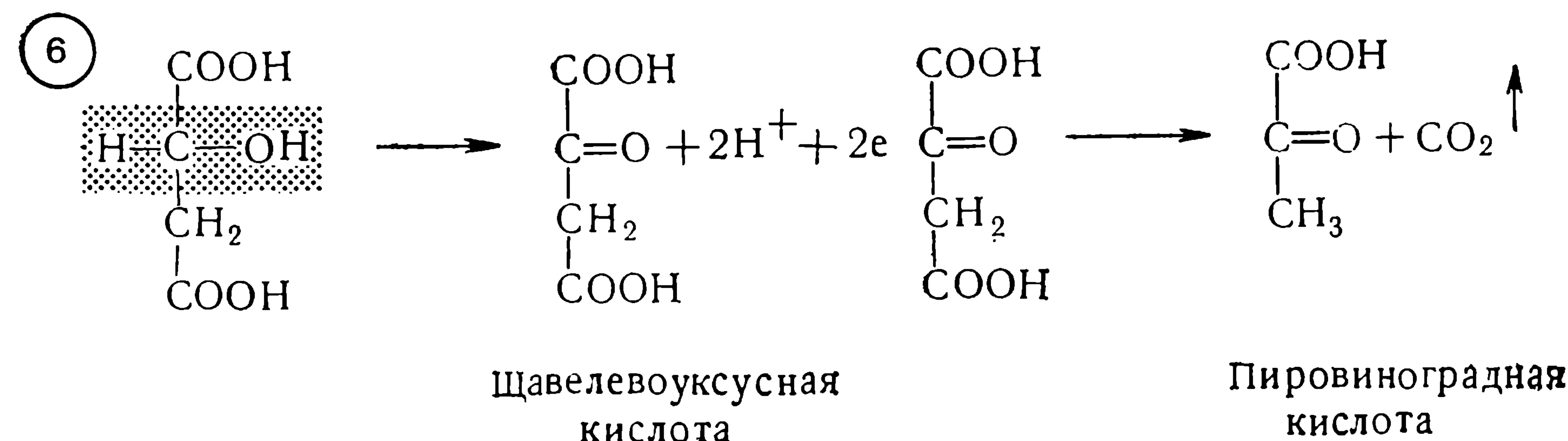
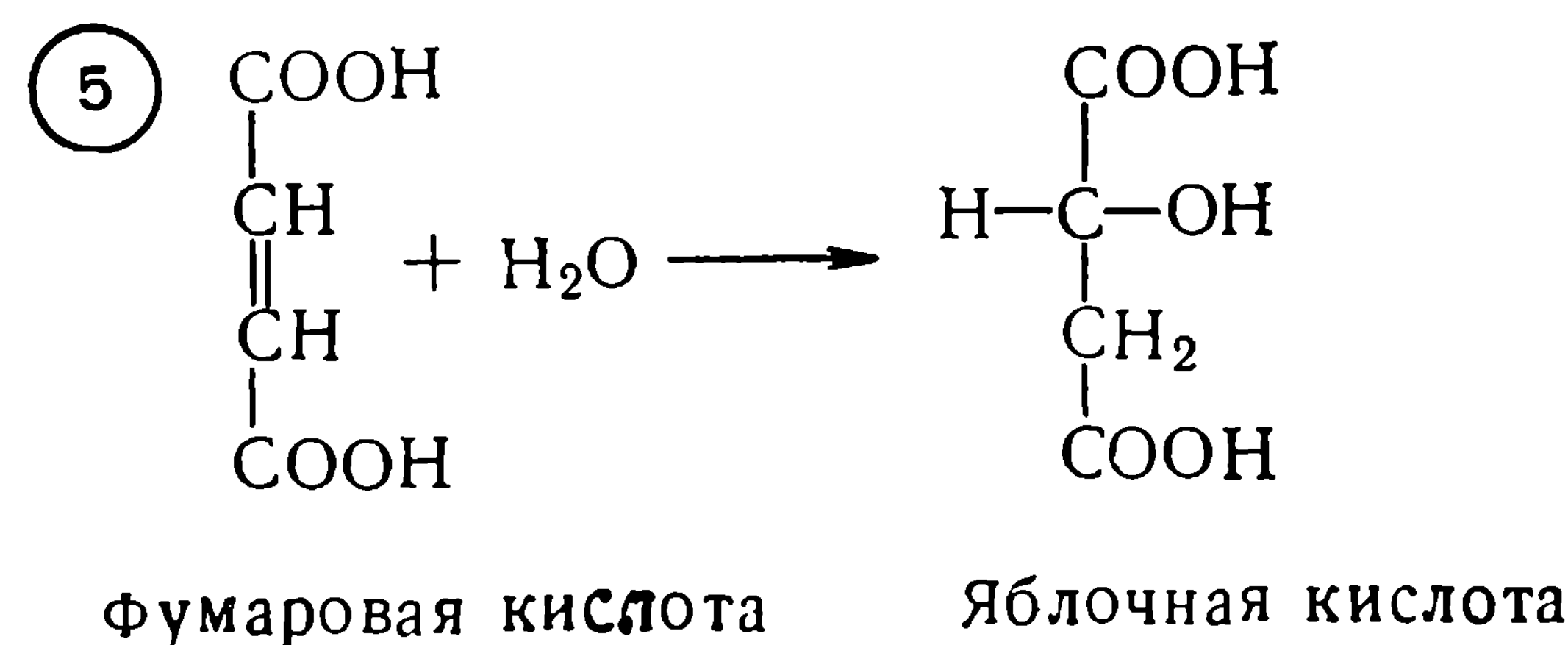
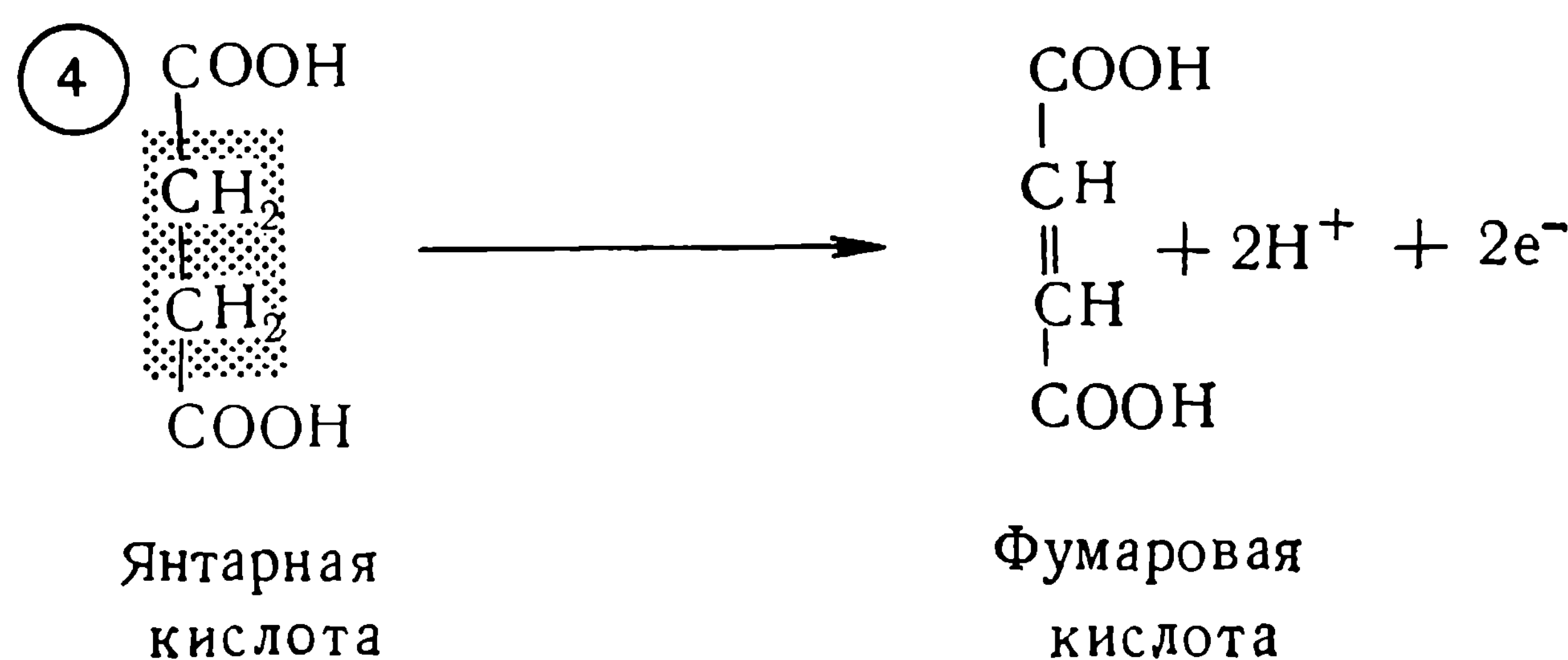
акцептором водорода и электронов служит *флавин*. Продукт этой реакции — *фумаровая кислота* — не может быть дегидрирован непосредственно, а вступает сначала в подготовительную реакцию, в которой к нему присоединяется молекула воды (реакция 5). В результате образуется *яблочная кислота*, имеющая

группу $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$, способную к дегидрированию при участии НАД^+ . Дегидрирование яблочной кислоты происходит под действием специфического фермента — *малатдегидрогеназы*, а продуктом реакции является *щавелевоуксусная кислота*. Эта кислота может участвовать в различных реакциях; в одной из них

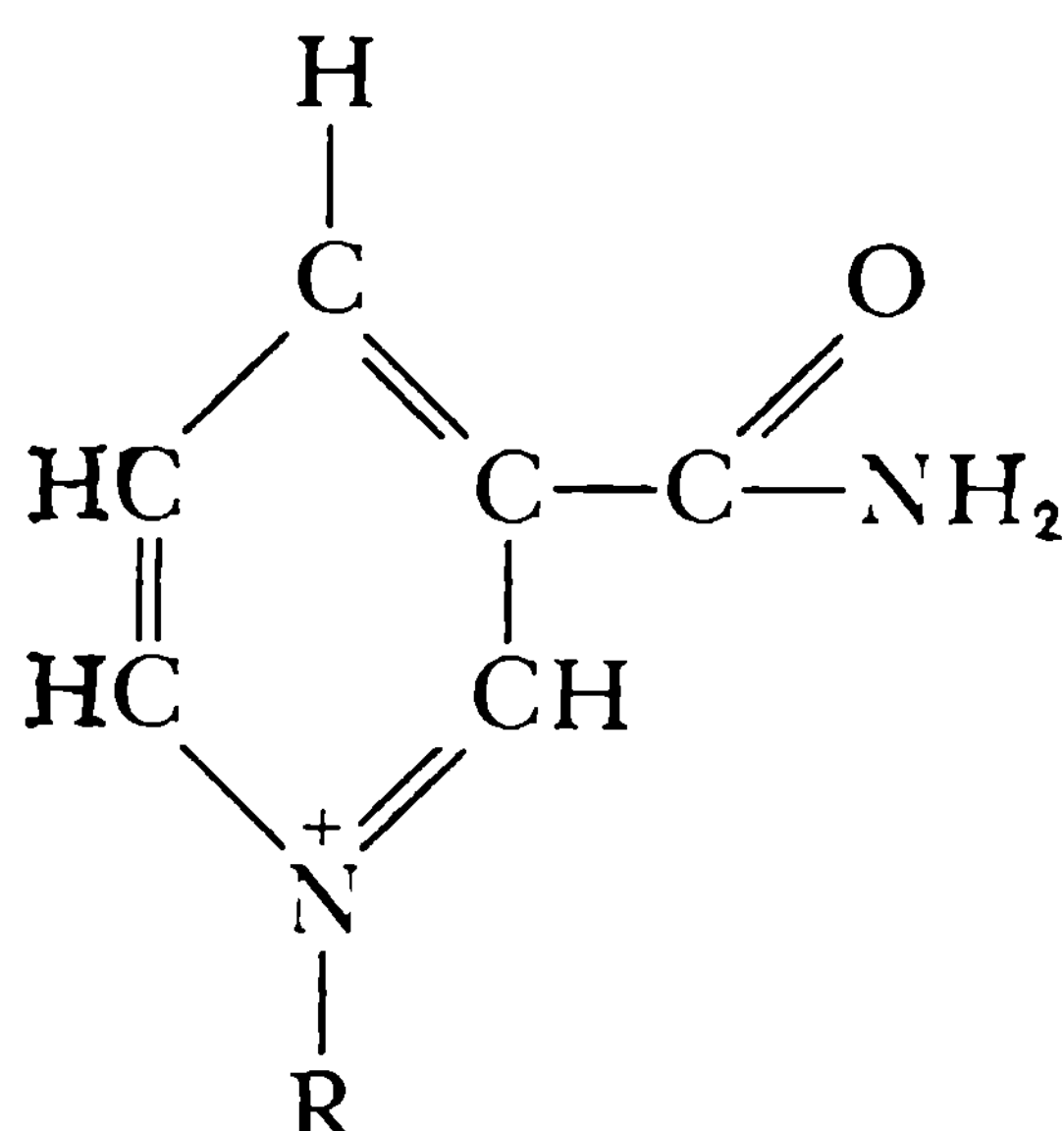
она подвергается декарбоксилированию с образованием пировиноградной кислоты (реакция 6). В дальнейшем путем описанных выше реакций из пировиноградной кислоты образуется ацетилкофермент А.

Для окисления углеводов, жиров и белков, происходящего в клетках, достаточно этих трех реакций: дегидрирования, декарбоксилирования и подготовительной реакции. В различных цепях реакций их последовательность может быть различной, как мы это видели в случаях окисления молочной и янтарной кислот. Все реакции дегидрирования — это, по определению, окислительные реакции, сопровождающиеся отнятием электронов. Так как электроны не могут сколько-нибудь долго существовать в свободном состоянии, они должны немедленно захватываться другими соединениями — акцепторами электронов.

Первичными акцепторами электронов в клетке служат пиридиннуклеотиды — *никотинамидадениндинуклеотид* (НАД^+) и *никотинамидадениндинуклеотидфосфат* (НАДФ^+). Функциональной концевой группой этих пиридиннуклеотидов служит витамин *никотинамид* (амид никотиновой кислоты, ниацин).



Кольцо никотинамида получает два иона водорода и два электрона от молекулы, подвергнутой *дегидрированию* (например, молочной кислоты), и превращается в восстановленный никотинамидадениндинуклеотид (НАД·Н), освобождая один протон (реакция 7).



НАД и НАДФ являются первичными акцепторами электронов и водорода в реакциях дегидрирования, в которых субстратами служат вещества с группой $\text{H} - \text{C} - \text{OH}$ (напри-

мер, при дегидрировании молочной или яблочной кислоты). Эти два пиридиннуклеотида отличаются друг от друга по числу фосфатных групп: НАД содержит две, а НАДФ — три фосфатные группы в концевой части молекулы, присоединенной к кольцу никотинамида. НАД называют также дифосфопиридиннуклеотидом (ДПН), а НАДФ — трифосфопиридиннуклеотидом (ТПН). Для большей части дегидрогеназ специфическими акцепторами водорода служат НАД или НАДФ, и эти ферменты неактивны по отношению к другим акцепторам. Некоторые ферменты менее специфичны в отношении акцепторов водорода, хотя все же особенно активны с одним определенным акцептором.

Другим первичным акцептором водорода служит *флавинадениндинуклеотид* (ФАД), участвующий в реакциях с веществами, в кото-

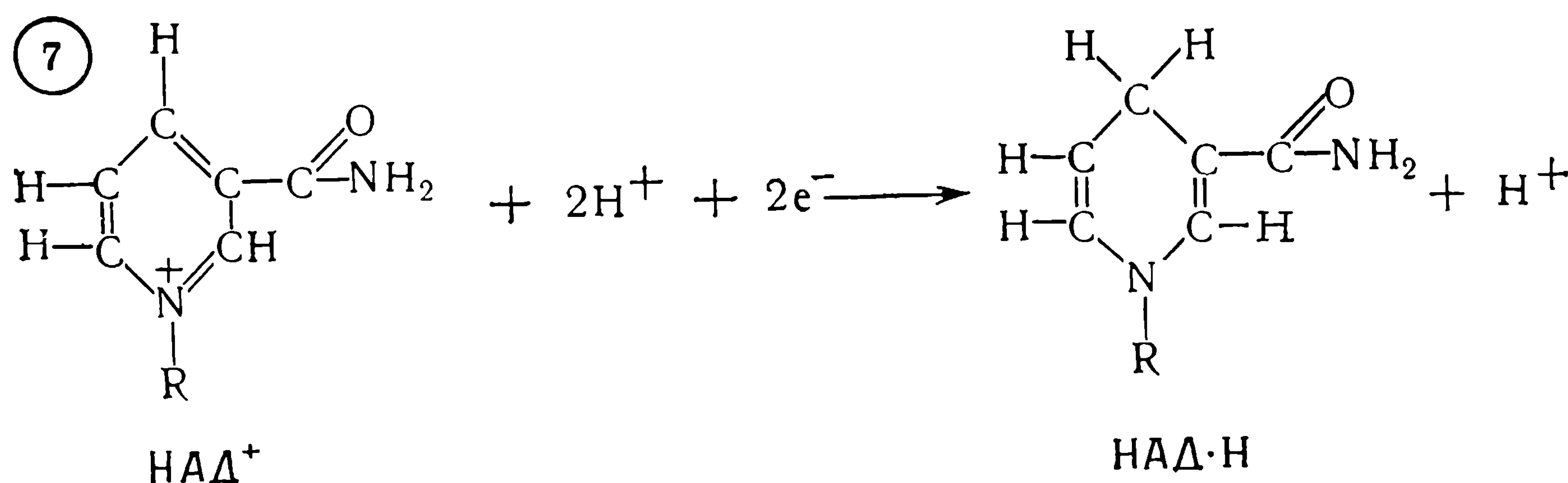
рых содержится группа $\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ | \quad | \\ -\text{C} - \text{C}- \\ | \quad | \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$ (например, в дегидрировании янтарной кислоты). В неко-

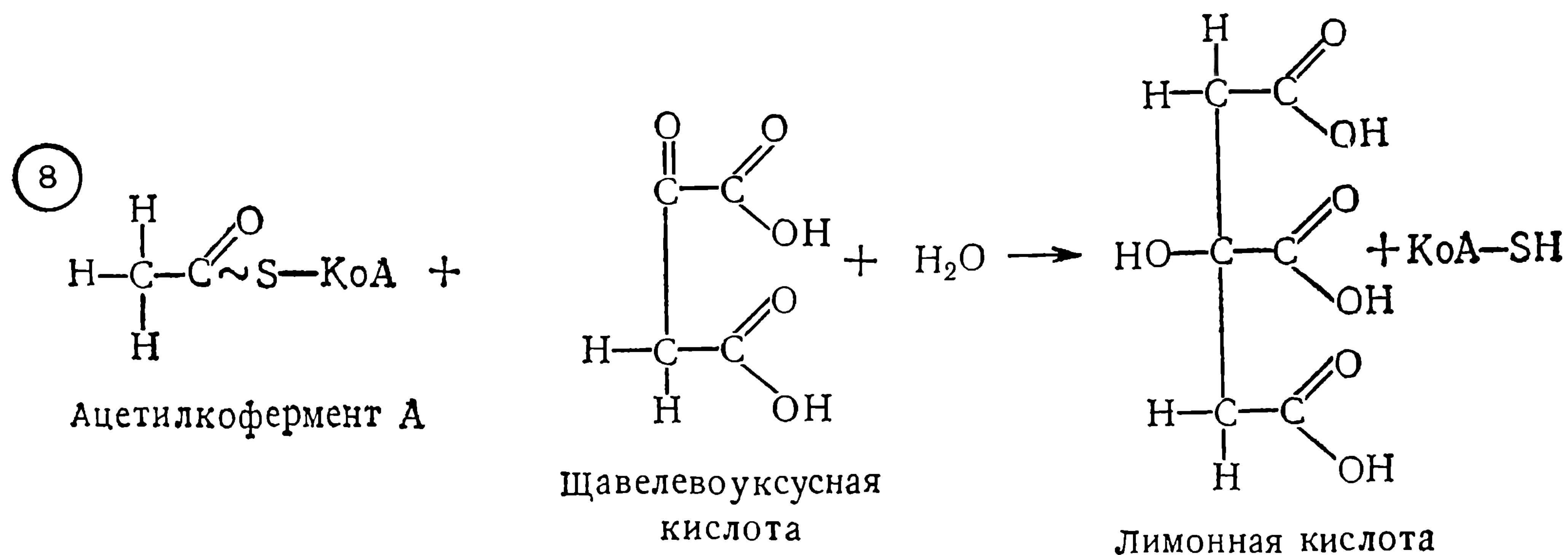
торых реакциях вместо ФАД участвует *флавиномононуклеотид* (ФМН), представляющий собой часть молекулы ФАД. ФАД, играющий роль кофактора сукцинатдегидрогеназы, очень тесно связан с белковой частью фермента и отщепляется от нее с трудом. Такой прочно связанный кофактор называют *простетической группой* фермента. Пиридиннуклеотид, участвующий в реакции, катализируемой лактатдегидрогеназой, наоборот, связан с белком очень непрочным и легко отделяется от него. Такие непрочные связанные кофакторы называют *коферментами*.

Восстановленные пиридиннуклеотиды НАД·Н и НАДФ·Н не могут реагировать с кислородом; их электроны должны пройти через промежуточные акцепторы системы переноса электронов (цитохромы), прежде чем они смогут быть переданы на кислород. Флавиновые первичные акцепторы обычно передают свои электроны системе, переносящей электроны. Однако некоторые флавопротеиды могут реагировать непосредственно с кислородом; при этом не возникает фосфатных связей ($\sim \text{P}$) и образуется перекись водорода H_2O_2 . Фермент, способный непосредственно переносить электроны на кислород, называется *оксидазой*; фермент, участвующий в отнятии электронов от субстрата и переносе их на первичный или промежуточный акцептор, называется *дегидрогеназой* (например, лактатдегидрогеназа, малатдегидрогеназа или сукцинатдегидрогеназа).

50. ЦИКЛ ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ

Рассмотрим еще некоторые реакции с участием ацетилкофермента А (который не может подвергаться дегидрированию непосредственно); они распадаются на три типа: дегидрирование, декарбоксилирование и подготовительные реакции. Ацетилкофермент А подвергается подготовительной реакции, соединяясь с щавелевоуксусной кислотой, содержащей 4 атома углерода; в результате образуется лимонная кислота, содержащая 6 атомов углерода и свободный кофермент А (реакция 8).



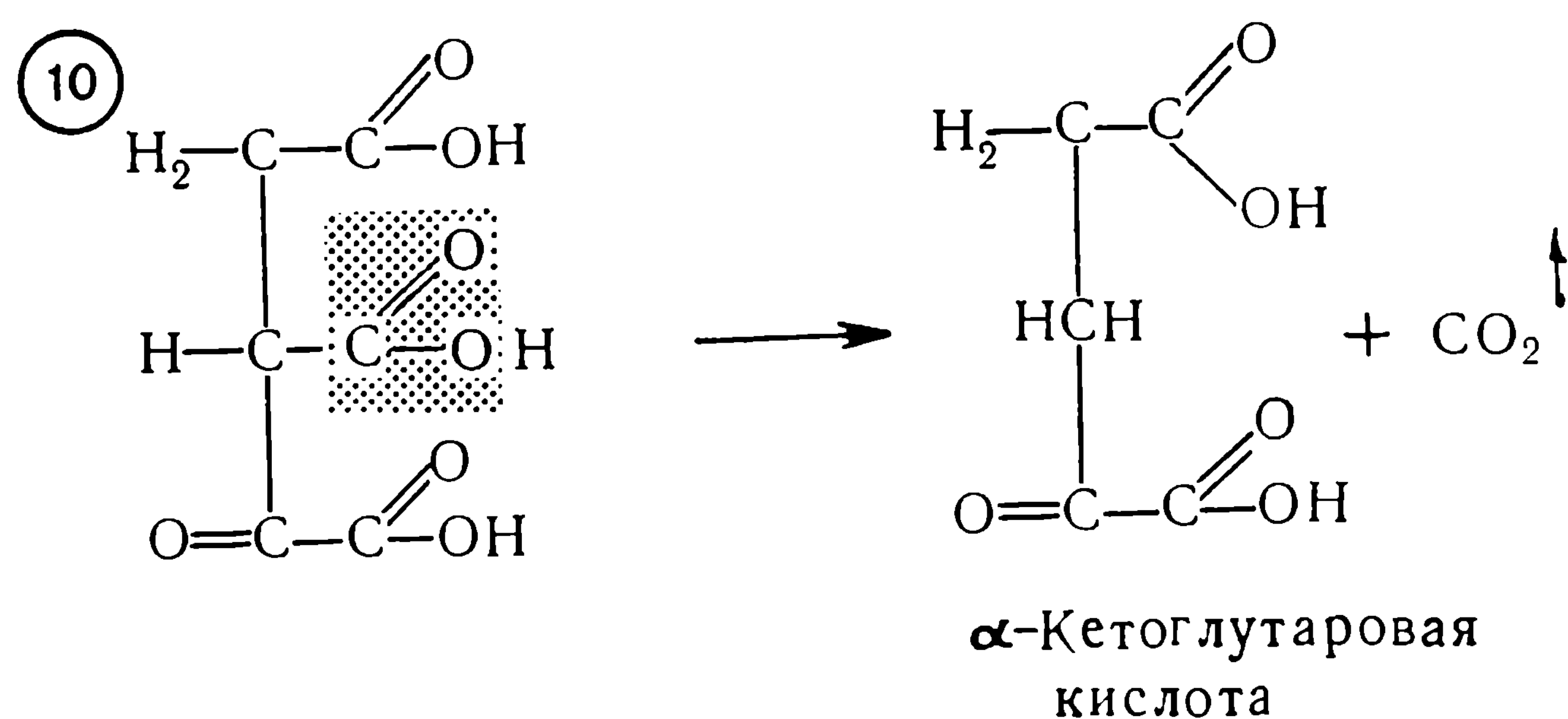
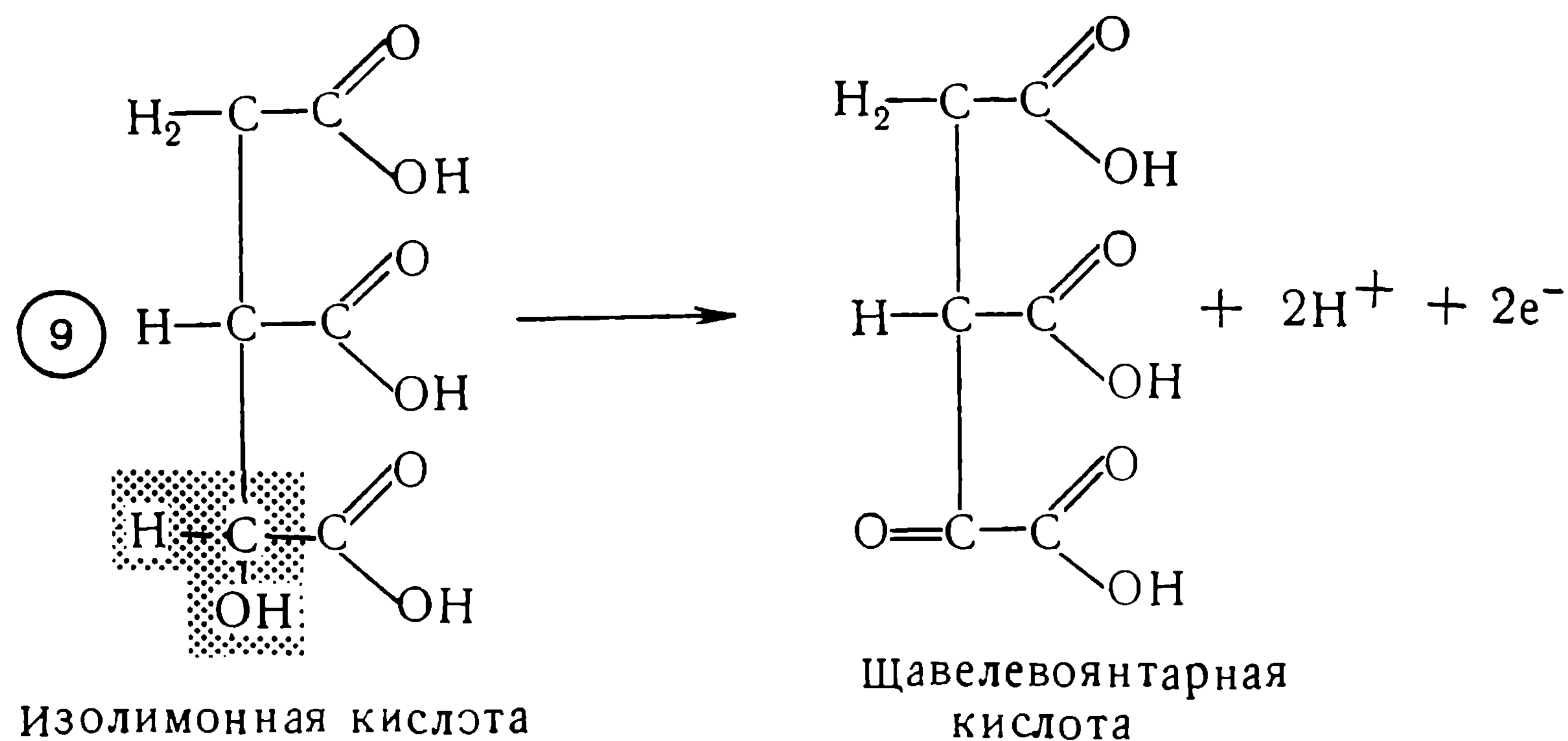


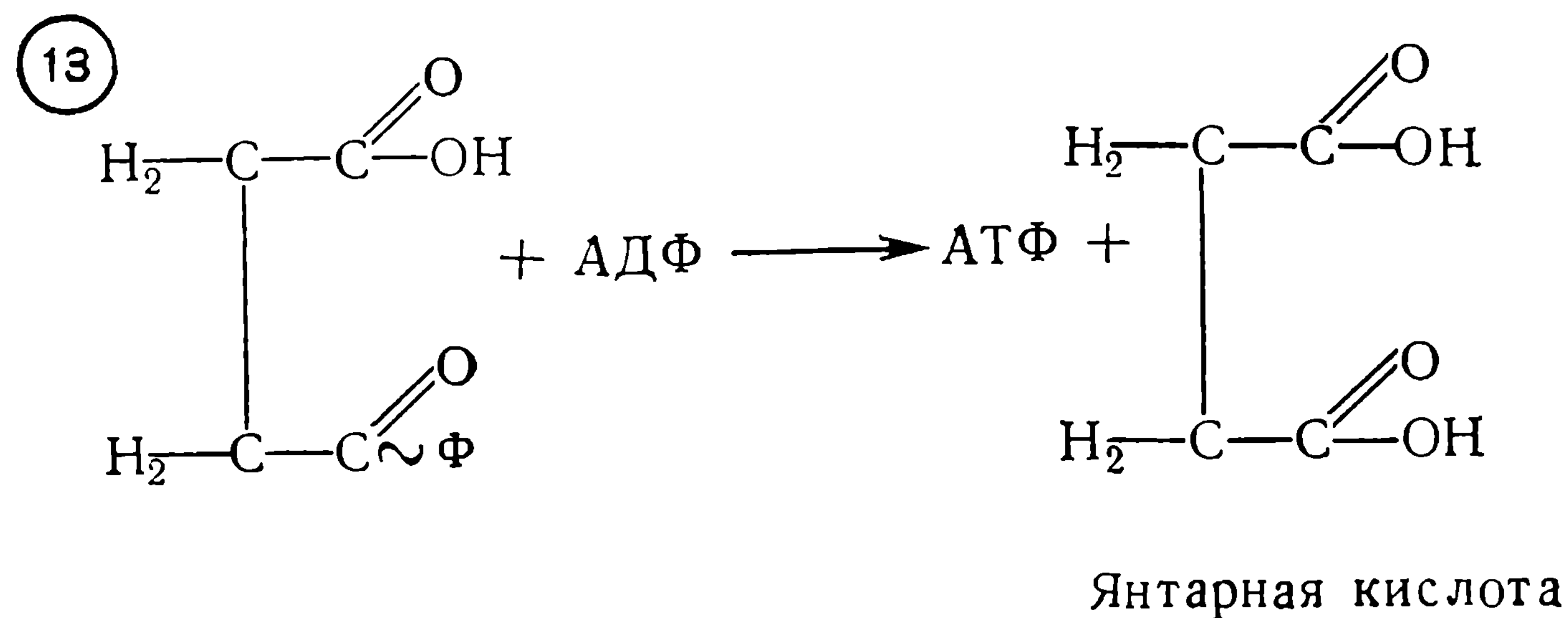
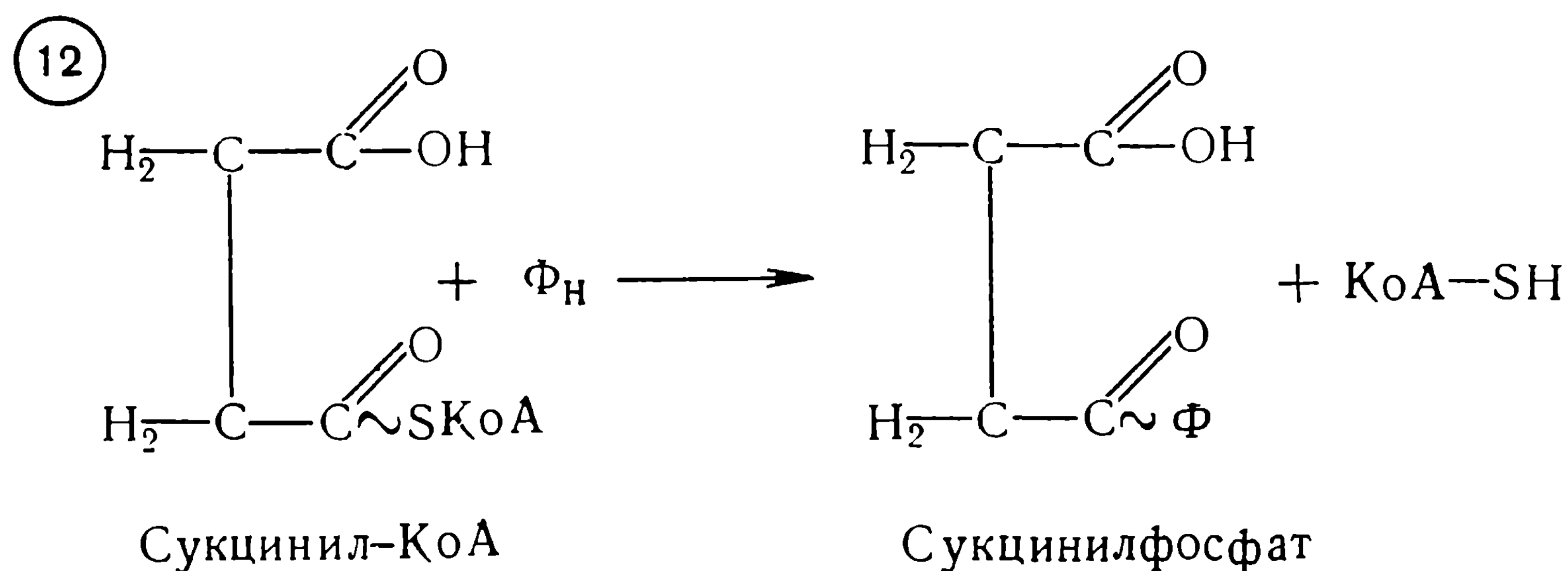
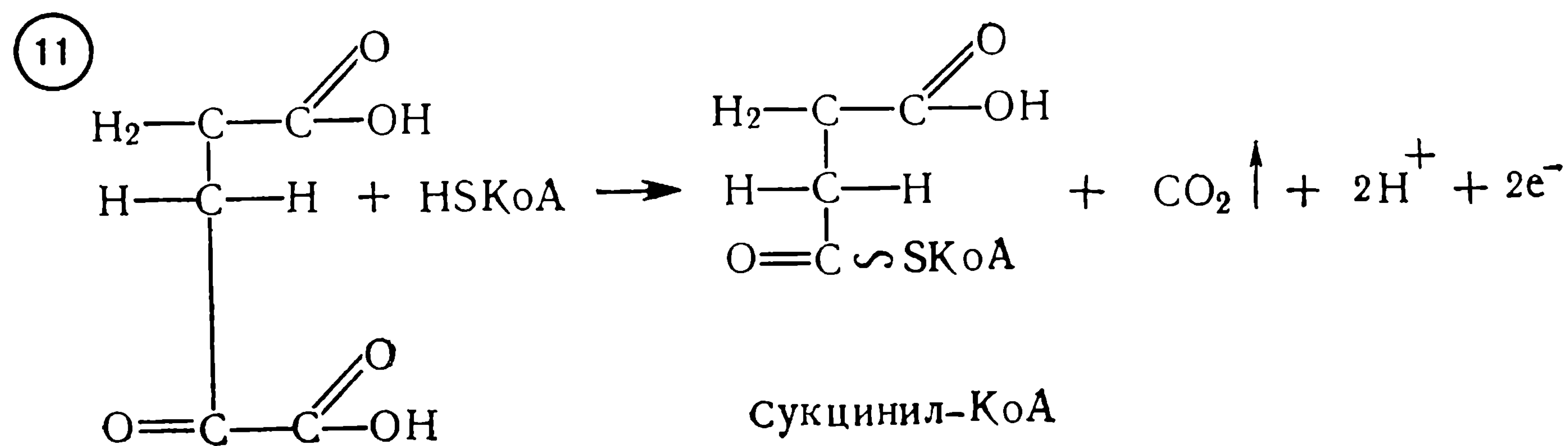
Лимонная кислота не имеет ни группы $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$, ни группы $\begin{array}{c} \text{H} \quad \text{H} \\ | \quad | \\ -\text{C}-\text{C}- \\ | \quad | \\ \text{H} \quad \text{H} \end{array}$ и не может подвергаться дегидрированию. Две дальнейшие подготовительные реакции, связанные с отщеплением и присоединением одной молекулы воды, приводят к образованию изолимонной кислоты, которая может дегидрироваться по группе $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$ (реакция 9).

В данном случае акцептором водорода служит какой-либо пиридиннуклеотид, обычно НАДФ,

а продуктом дегидрирования — щавелевоантарная кислота. Она подвергается декарбоксилированию, превращаясь в α -кетоглутаровую кислоту (реакция 10).

Как видно из формулы α -кетоглутаровой кислоты, «нижняя» часть ее молекулы в точности соответствует молекуле пировиноградной кислоты, и поэтому α -кетоглутаровая кислота подвергается ряду реакций, сходных с реакциями, в которых участвует пировиноградная кислота. В результате дегидрирования, декарбоксилирования и подготовительной реакции с участием кофермента А α -кетоглутаровая кислота дает *сукцинилкофермент А* (реакция 11).





Точно так же, как пировиноградная кислота превращается в КоА-производное кислоты, имеющей на один атом углерода меньше, α -кетоглутаровая кислота (5 атомов углерода) превращается в сукцинилкофермент А (4 атома углерода). В животных клетках превращение пировиноградной кислоты в ацетилкофермент А и превращение α -кетоглутаровой кислоты в сукцинилкофермент А — сложные процессы, в которых роль коферментов наряду с НАД и коферментом А играют *тиаминпирозинфосфат* (содержащий другой витамин — *тиамин*) и *липоевая кислота*.

Кофермент А соединяется с янтарной кислотой макроэргической ($\sim\text{S}$) связью, подобно тому как кофермент А соединяется с уксусной кислотой в ацетилкоферменте А. Энергия связи ацетилкофермента А используется в реакции присоединения ацетильной группы к щавелевоуксусной кислоте. Энергия $\sim\text{S}$ -связи сукцинилкофермента А может передаваться на макроэргическую фосфатную связь ($\sim\text{P}$) молекулы АТФ.

В результате реакции сукцинилкофермента А с неорганическим фосфатом образуются сук-

цинилфосфат и свободный кофермент А (реакция 12).

Фосфатная группа переносится затем на АДФ (через гуанозиндифосфат как промежуточный продукт) с образованием АТФ и свободной *янтарной кислоты*. Это пример образования макроэргической связи на уровне субстрата путем реакций, в которых не участвует система переноса электронов (реакция 13). Лишь небольшая часть макроэргических связей образуется путем таких реакций. Нормальные клетки в присутствии кислорода синтезируют большую часть содержащегося в них АТФ в процессе окислительного фосфорилирования с участием системы переноса электронов.

Мы рассматривали реакции, в которых янтарная кислота превращается в фумаровую, яблочную и щавелевоуксусную кислоты, завершая полный цикл превращений (рис. 73). Этот цикл реакций был впервые описан Кребсом, и его обычно называют циклом трикарбоновых кислот или *циклом Кребса*. В этом цикле молекула, содержащая 2 атома углерода (уксусная кислота в форме ацетилкофермента А), реагирует с молекулой щавелевоуксусной кис-

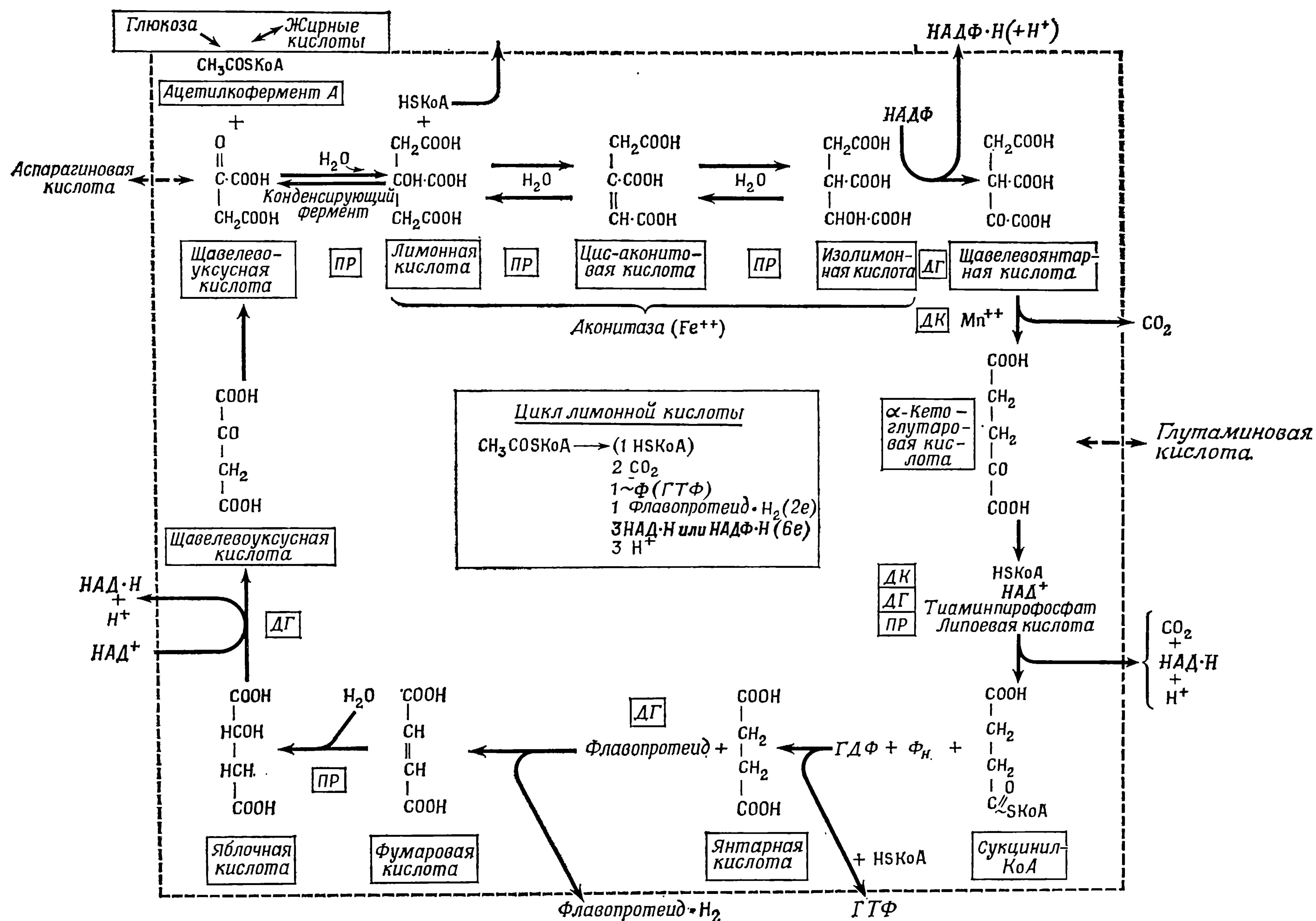


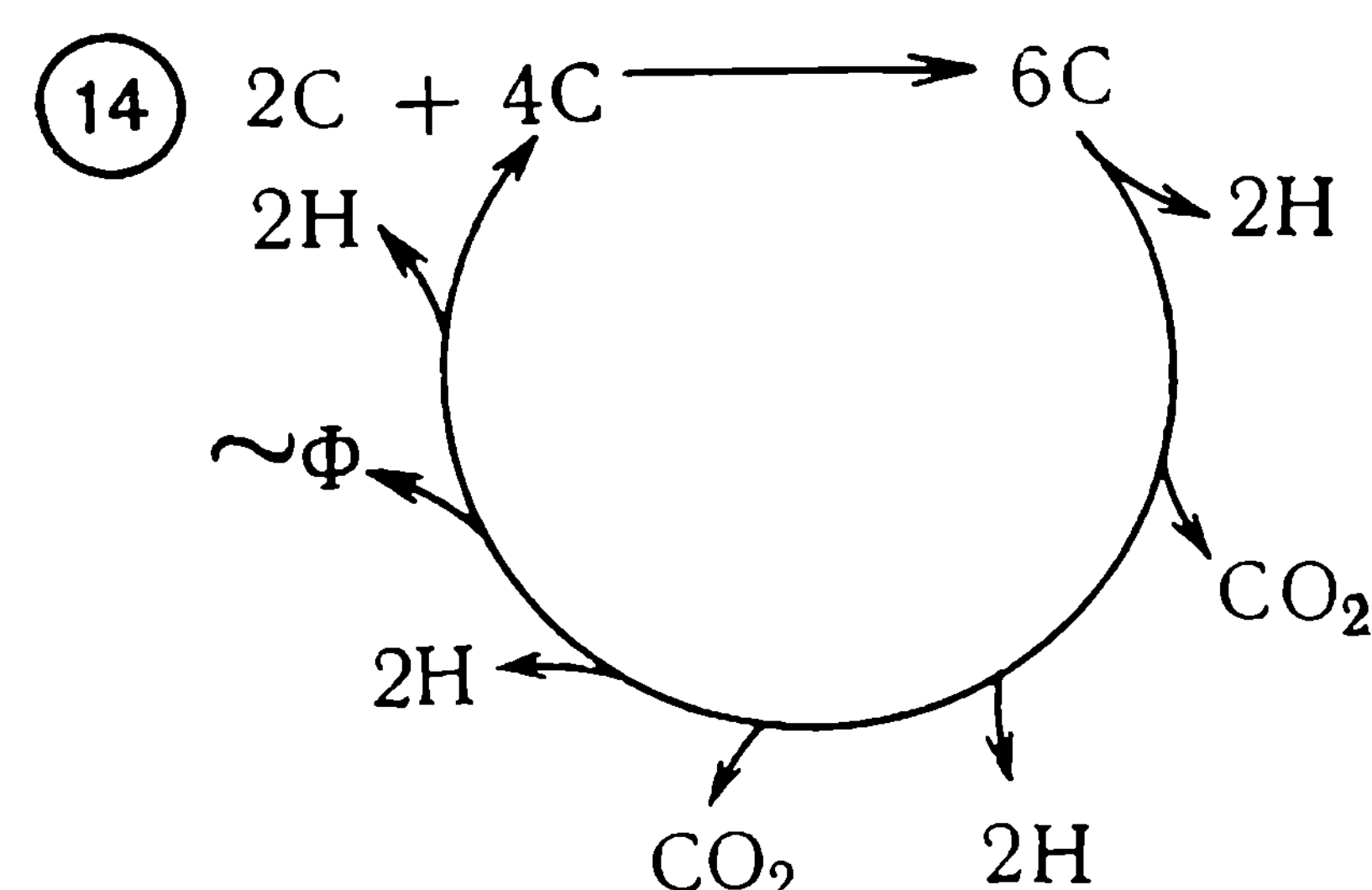
Рис. 73. Цикл лимонной кислоты, или цикл Кребса, — последовательность реакций, в результате которых углеродные цепи сахаров, жирных кислот и аминокислот превращаются в двуокись углерода.

ДГ — реакция дегидрирования; ДК — реакция декарбоксилирования; ПР — подготовительная реакция. Суммарная реакция представлена в центре.

лоты, содержащей 4 атома углерода, в результате чего образуется соединение с 6 атомами углерода — лимонная кислота. В процессе дегидрирования, декарбоксилирования и подготовительной реакции лимонная кислота вновь превращается в щавелевоуксусную, которая легко соединяется с другой молекулой ацетилкофермента А. В ходе этого цикла выделяются 2 молекулы CO_2 , отщепляется 8 атомов водорода и образуется одна макроэргическая связь ($\sim \text{P}$) на уровне субстрата (реакция 14).

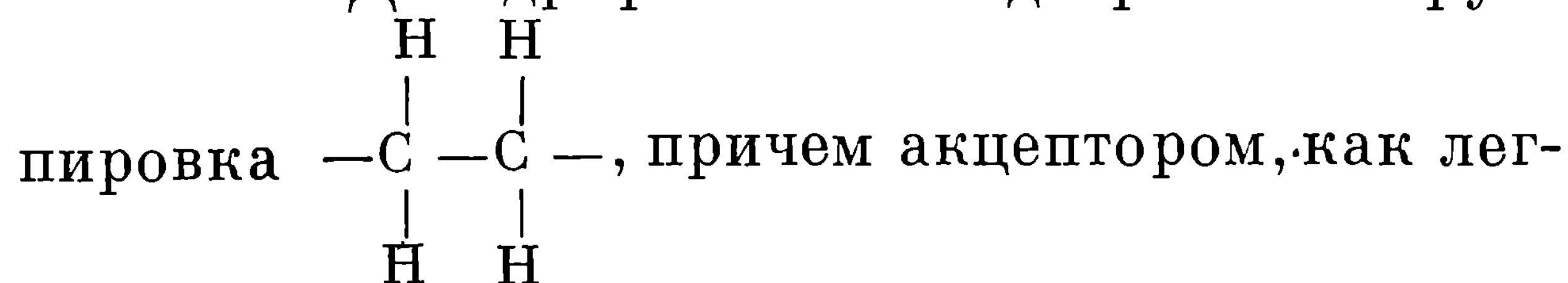
Цикл Кребса — это общий конечный путь, которым завершается обмен углеводов, жирных кислот и аминокислот. Все эти вещества включаются в цикл Кребса на том или другом его этапе. Например, пировиноградная кислота

в результате ряда реакций превращается в ацетилкофермент А. Ацетилкофермент А может также образоваться из жирных кислот в результате ряда реакций, в которых длинные углеводные цепи расщепляются на фрагменты, содержащие по 2 атома углерода.



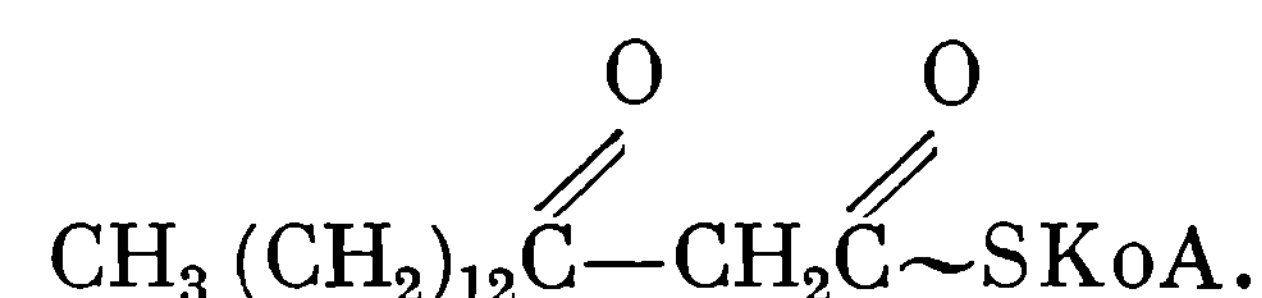
51. ОКИСЛЕНИЕ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

Жирные кислоты способны метаболизировать лишь после того, как они будут «активированы». Для этого они должны прореагировать с АТФ, а затем с коферментом А, в результате чего образуются КоА-производные жирных кислот. Так, *пальмитиновая кислота* (16 атомов углерода) дает пальмитилкофермент А (реакция 15), который в свою очередь подвергается дегидрированию между 2-м и 3-м углеродными атомами. Дегидрированию подвергается группировка



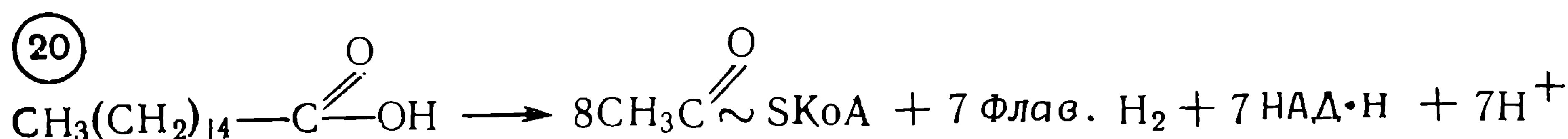
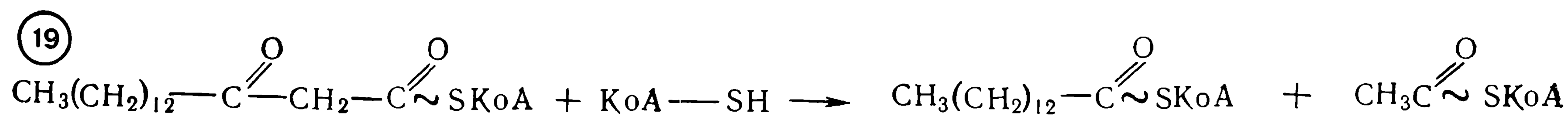
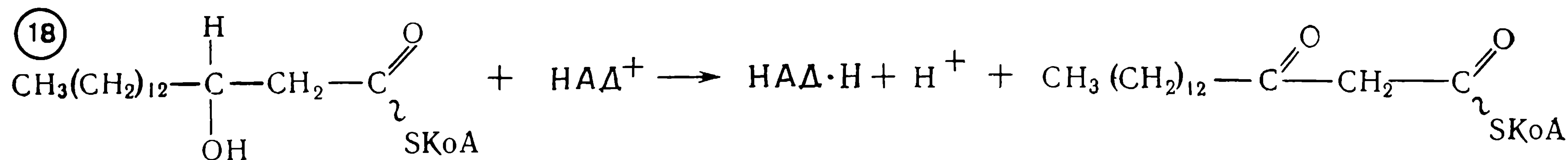
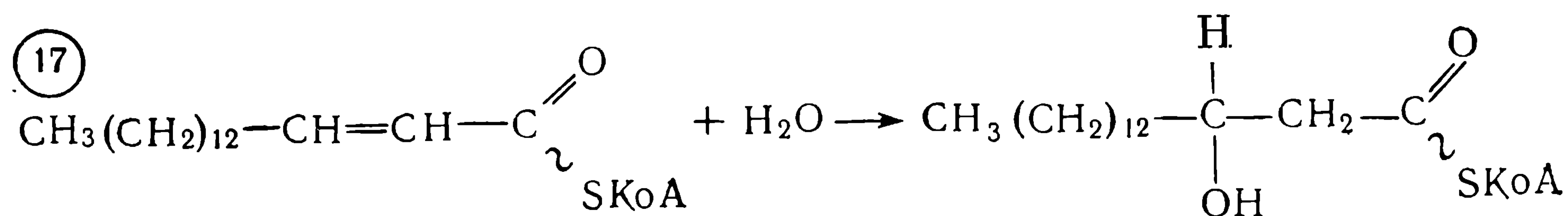
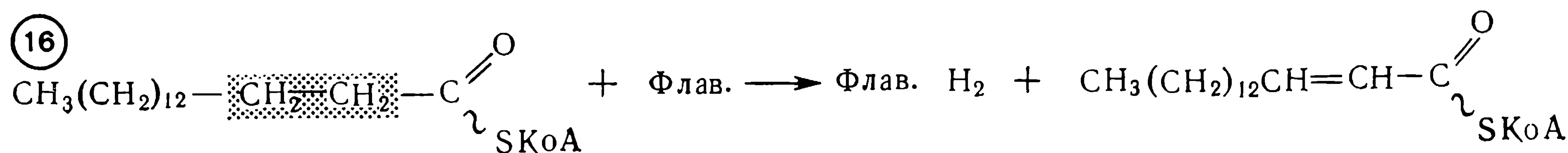
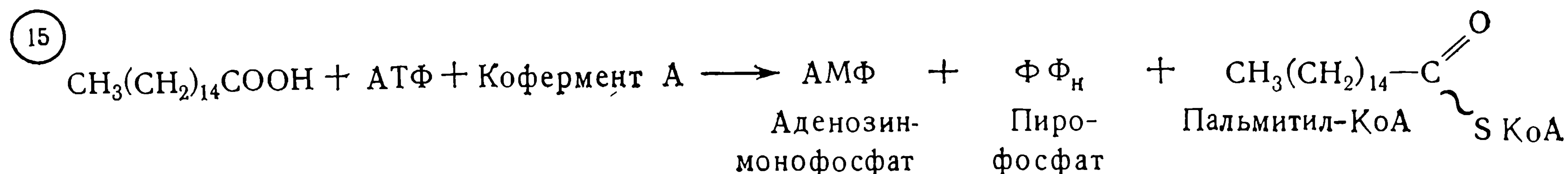
ко догадаться, служит флавин (реакция 16). Образующийся при этом продукт вступает в подготовительную реакцию, присоединяя к себе молекулу воды (реакция 17). Образовавшаяся в результате молекула содержит структурную группировку $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$; она способна к дегидрированию (реакция 18) с участием НАД

в качестве акцептора водорода и образует



Это соединение в свою очередь может вступить в подготовительную реакцию с коферментом А, при которой происходит отщепление двух атомов углерода в форме *ацетилкофермента А*, и цепь соответственно укорачивается на 2 атома С (реакция 19).

Образовавшаяся молекула уже активирована; она содержит кофермент А, присоединенный к ее карбоксильной группе. Таким образом, она готова подвергнуться дегидрированию с участием фермента, использующего флавин в качестве акцептора. В каждой такой серии реакций (включающей дегидрирование и подготовительную реакцию, но не декарбоксилирование) от цепи жирной кислоты отщепляется по одному двууглеродному фрагменту (рис. 74). В результате семи таких повторных серий реакций молекула пальмитиновой кислоты расщепляется на 8 молекул ацетилкофермента А (реакция 20).



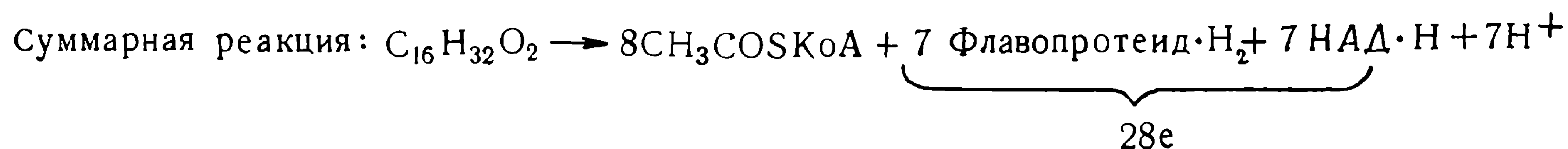
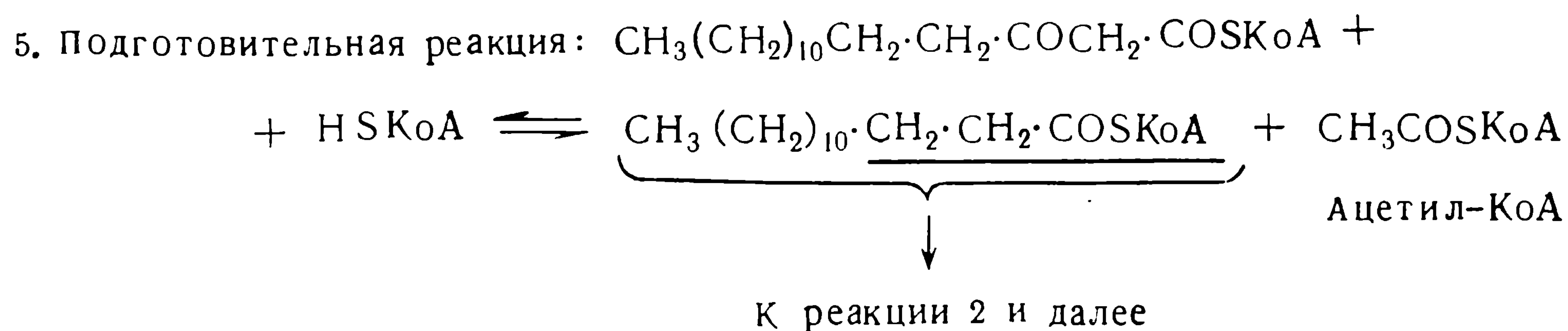
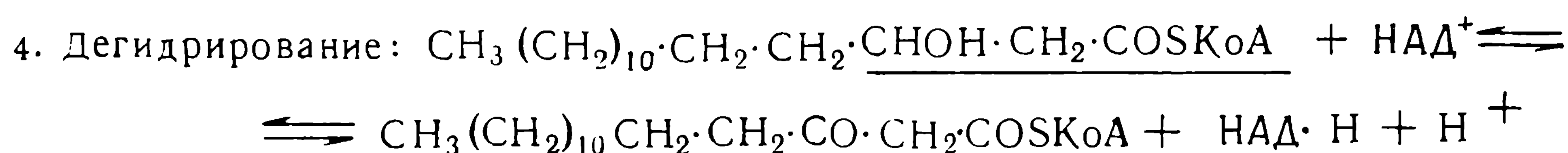
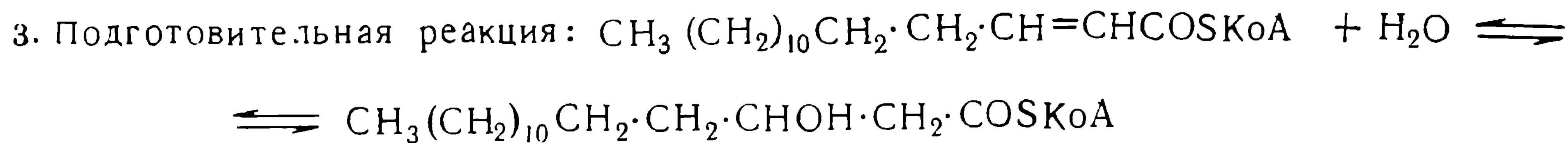
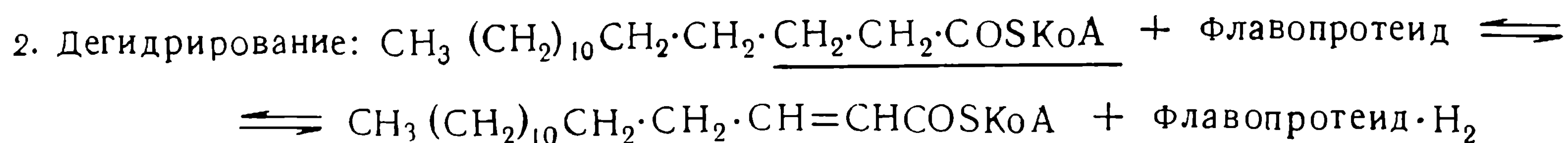
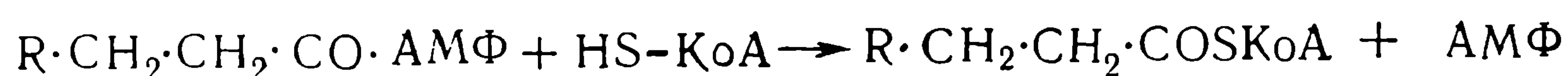
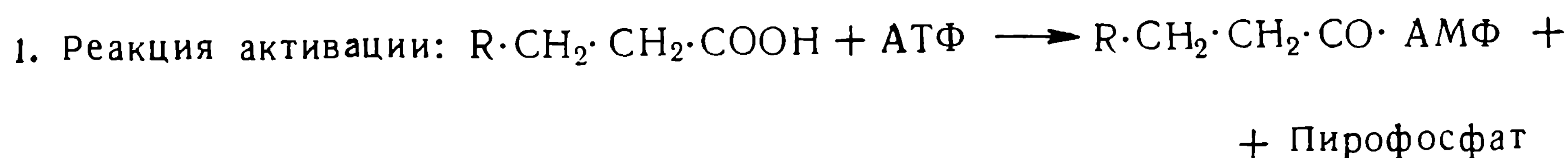


Рис. 74. Последовательные реакции окисления жирных кислот с образованием ацетилкофермента А, а также восстановленных пиридиннуклеотидов и восстановленных флавопротеидов.

52. ГЛИКОЛИЗ

Из углеродной цепи глюкозы, так же как и других углеводов, в результате метаболических реакций образуется ацетилкофермент А. В процессе гликолиза ряд последовательных реакций начинается (как и в случае расщепления жирных кислот) с «активации» глюкозы. Взаимодействие глюкозы с АТФ, в результате которого образуется глюкозо-6-фосфат и АДФ, катализируется ферментом гексокиназой (реакция 21). При этом переносится только концевая фосфатная группа аденозинтрифосфата и остается аденозиндифосфат (АДФ). После этой первой подготовительной реакции происходит еще ряд таких реакций, ведущих в конце концов к образованию группировки, которая способна к дегидрированию (фиг. 75). Сначала происходит перестройка молекулы с образованием

фруктозо-6-фосфата, а затем — перенос второй фосфатной группы с образованием *фруктозо-1,6-дифосфата* (фруктоза с фосфатными группами при 1-м и 6-м атомах углерода) и АДФ (см. реакции 22 и 23). Фруктозо-1,6-дифосфат расщепляется ферментом *альдолазой* на два трехуглеродных сахара: *3-фосфоглицериновый альдегид* и *диоксиацетонфосфат*, которые могут превращаться друг в друга под влиянием фермента *триозофосфатизомеразы* (реакция 24).

3-Фосфоглицериновый альдегид реагирует с соединением, содержащим SH-группу. Но это не ацетилкофермент А, как в тех реакциях, о которых мы говорили выше; в данном случае SH-группа входит в состав аминокислоты, которая в свою очередь составляет часть молекулы фермента *дегидрогеназы 3-фосфоглицеринового альдегида*. При соединении глицеральдегид-3-фосфата с SH-группой образуется группировка

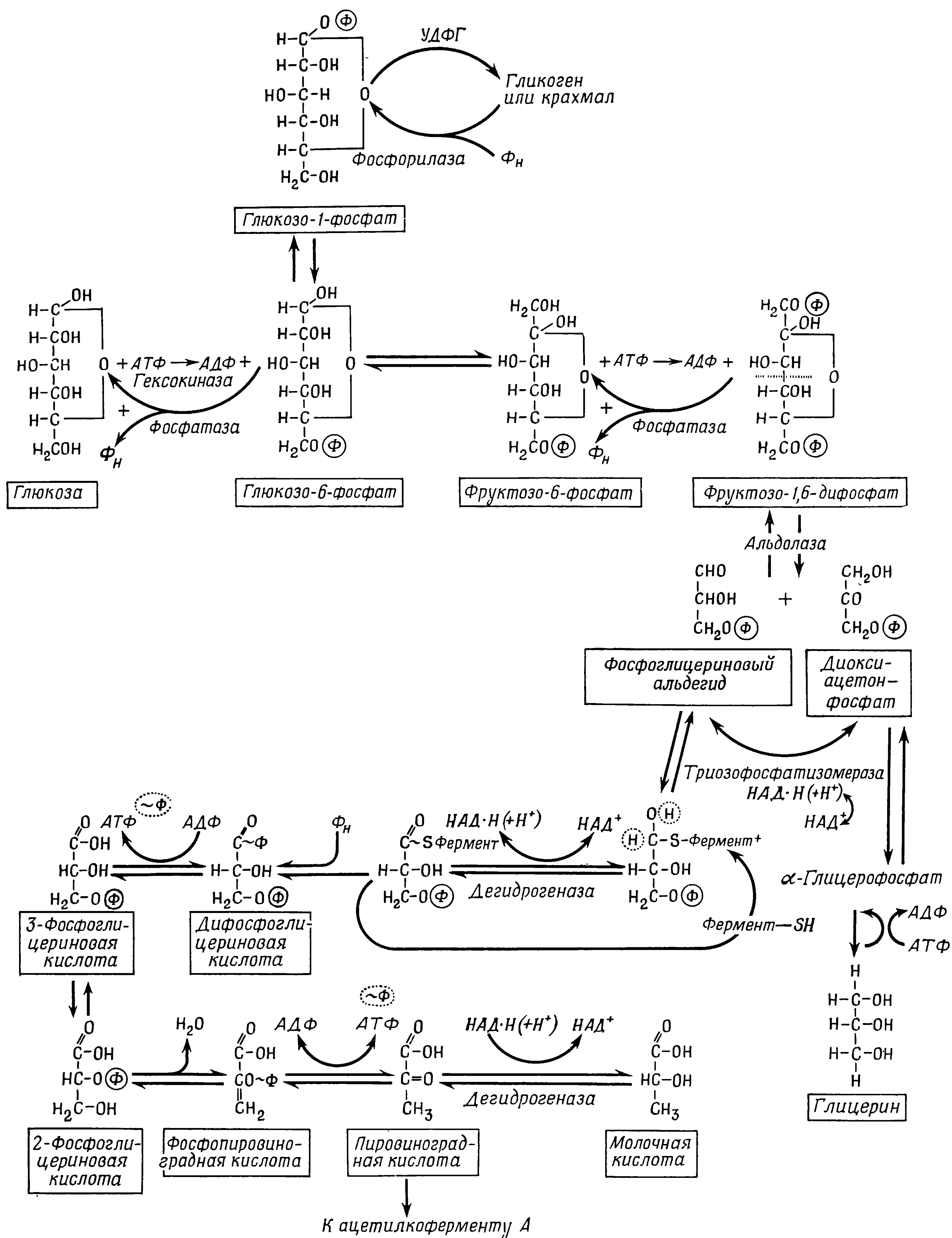


Рис. 75. Схема гликолиза — цепи реакций, в результате которых глюкоза и другие сахара превращаются в пировиноградную кислоту.

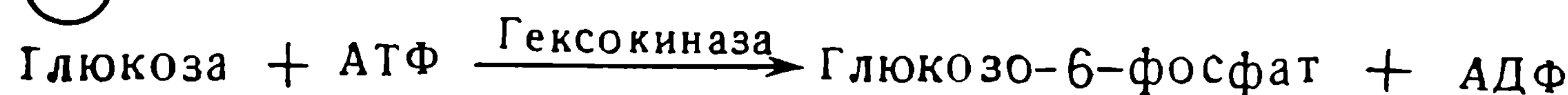
Обратимые реакции отмечены двойными стрелками. Однако некоторые этапы по существу необратимы, так как прямая и обратная реакции катализируются двумя различными ферментами. Например, глюкозо-6-фосфат превращается в глюкозу под действием глюкозо-6-фосфатазы, а превращение глюкозы в глюкозо-6-фосфат происходит под действием гексокиназы.

$\text{H}-\overset{\textstyle |}{\underset{\textstyle |}{\text{C}}}-\text{OH}$, способная отдавать водород молекуле НАД (реакция 25).

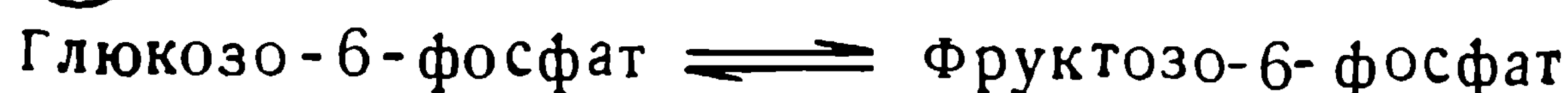
Продукт этой реакции — *фосфоглицериновая кислота*, связанная с SH-группой фермента, — реагирует затем с неорганическим фосфатом, образуя 1,3-дифосфоглицериновую кислоту и свободный фермент с SH-группой. Фосфатная

группа при первом углеродном атоме в цепи присоединена макроэргической связью и может реагировать с АДФ с образованием АТФ (реакция 26). АТФ, так же как и другой макроэргический фосфат — сукцинилфосфат, образуется *на уровне субстрата*. Другой продукт, 3-фосфоглицериновая кислота, превращается в 2-фосфоглицериновую кислоту, после чего происходит необычная реакция — образуется макро-

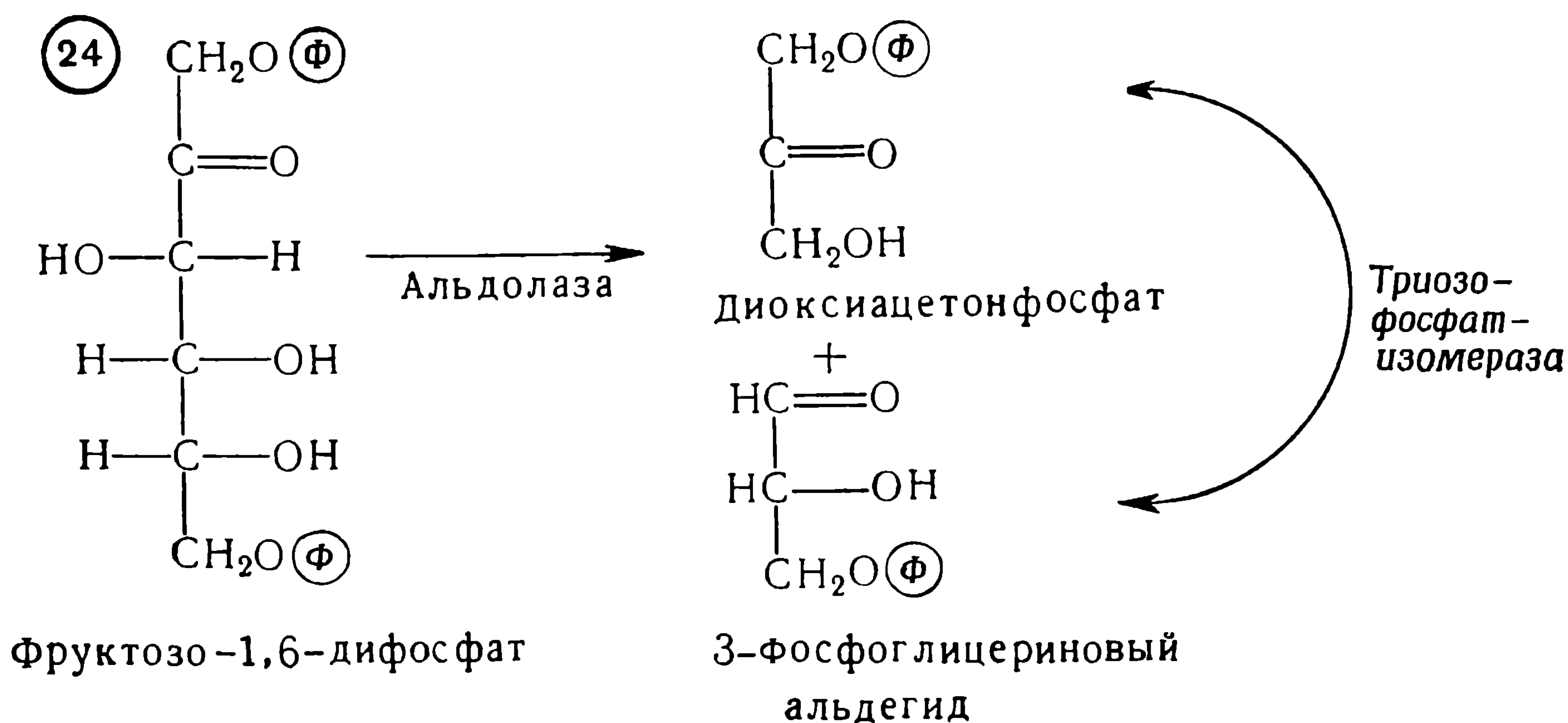
(21)



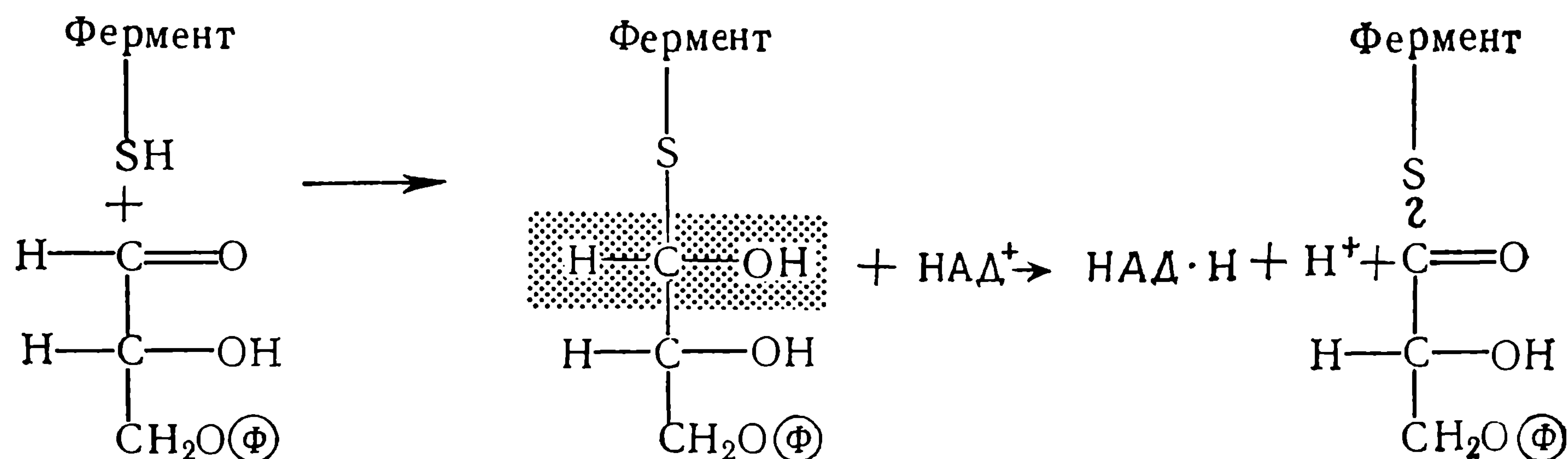
(22)

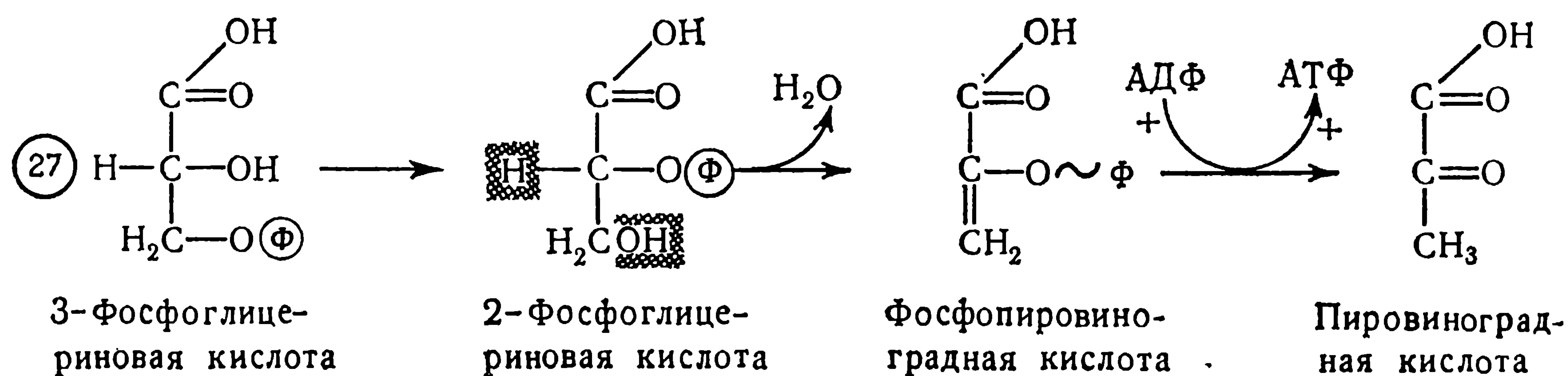
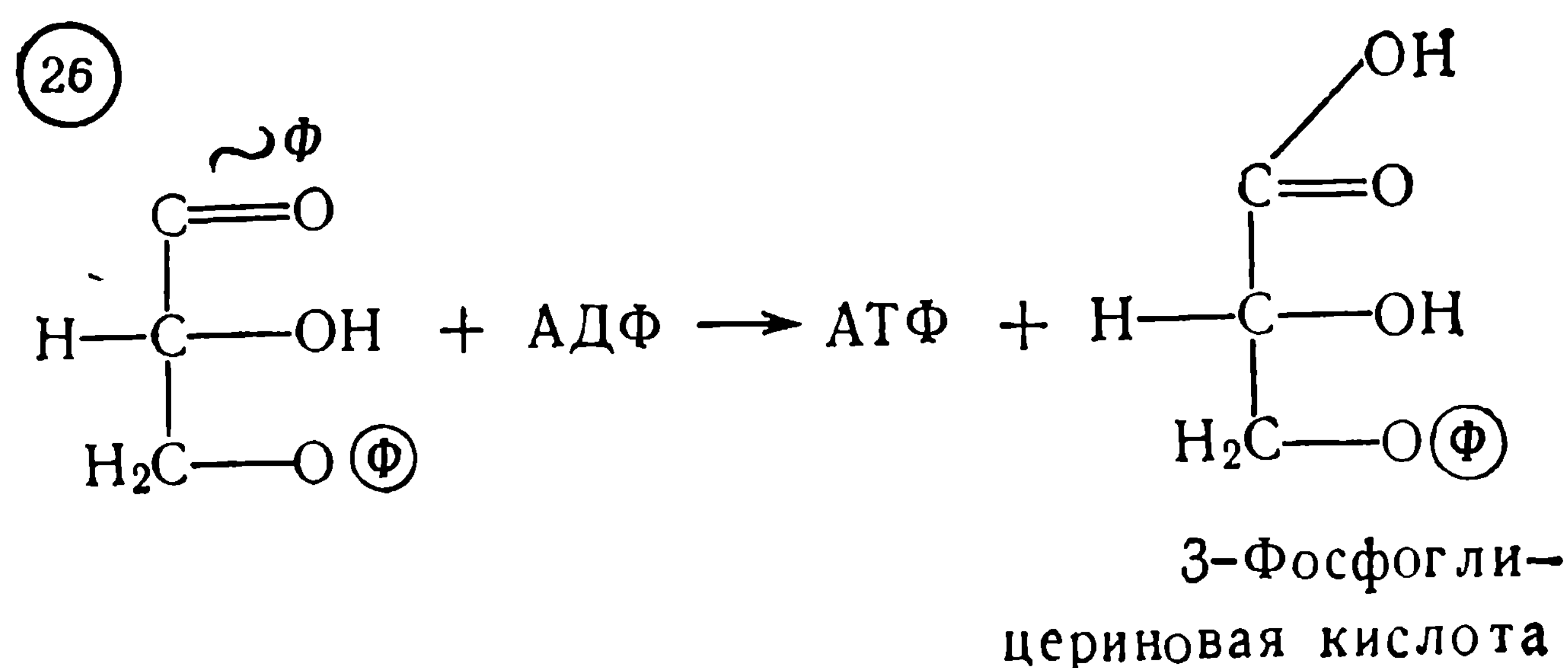


(23)



(25)





эргический фосфат, но не путем отщепления двух атомов водорода (дегидрирования), а путем отщепления молекулы воды (дегидратации) (реакция 27).

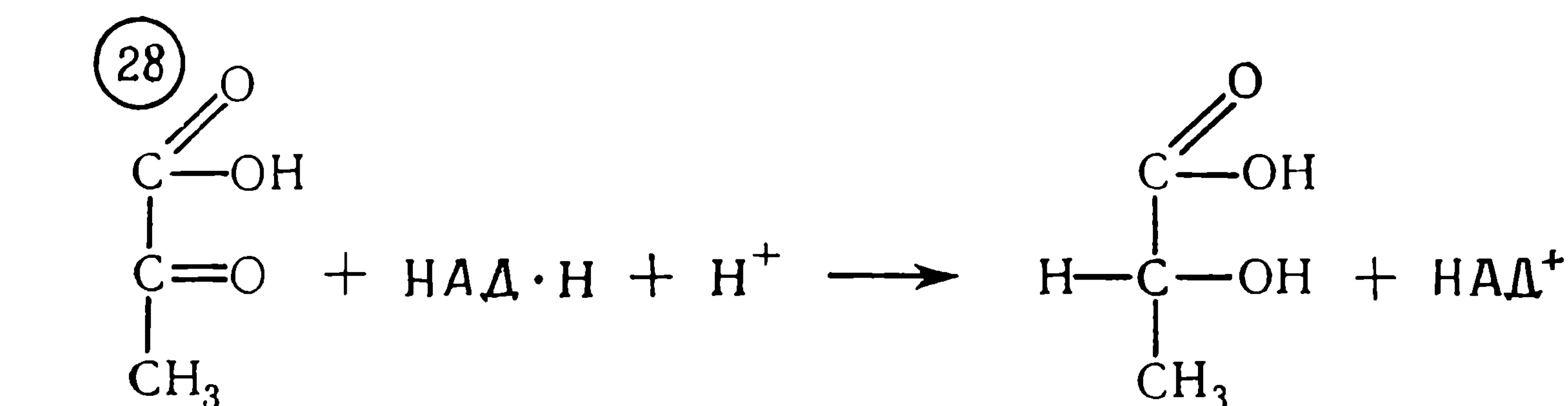
Продукт этой реакции — фосфопировиноградная кислота — может отдавать свою фосфатную группу молекуле АДФ с образованием АТФ и свободной пировиноградной кислоты. Это вторая макроэргическая фосфатная связь, образовавшаяся на уровне субстрата при превращении глюкозы в пировиноградную кислоту. Из каждой молекулы глюкозы образуется по две молекулы 3-фосфоглицеринового альдегида (вторая — в результате превращения диоксиацетонфосфата), и, таким образом, в процессе превращения глюкозы в пировиноградную кислоту образуются четыре макроэргические связи. Однако две из них используются в самом этом процессе: одна — для превращения глюкозы в глюкозо-6-фосфат, а другая — для превращения фруктозо-6-фосфата во фруктозо-1,6-дифосфат. Поэтому в конечном счете мы получаем две макроэргические связи. Затем из пировиноградной кислоты описанным ранее путем образуется ацетилкофермент А.

53. АНАЭРОБНЫЙ ГЛИКОЛИЗ

В анаэробных условиях, в отсутствие кислорода, служащего конечным акцептором электронов, реакции переноса электронов прекращаются, как только все промежуточные акцепторы перейдут в восстановленное состояние,

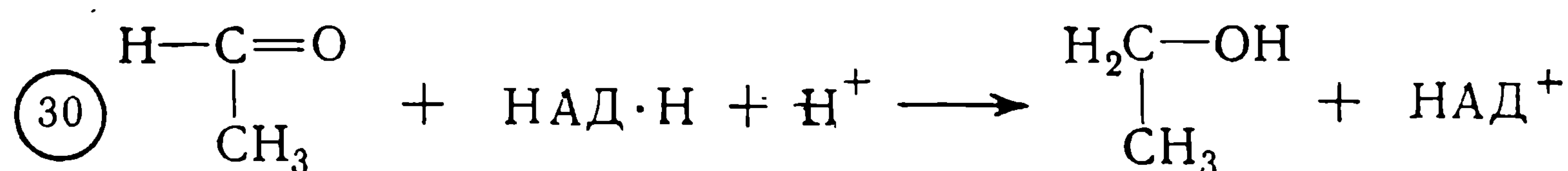
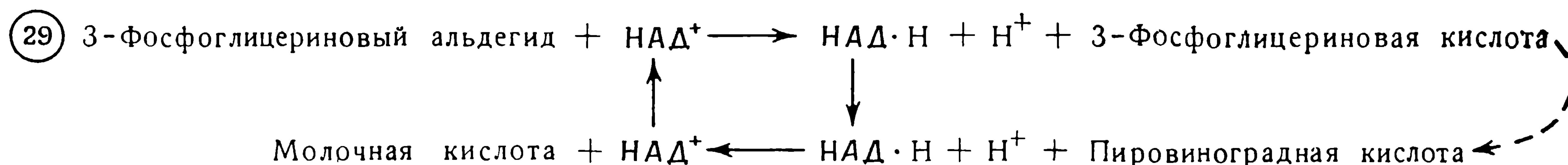
«приняв» все возможное количество электронов. Метаболизм глюкозы в этих условиях ведет к накоплению пировиноградной кислоты (поскольку из нее не может образоваться ацетилкофермент А), и пировиноградная кислота принимает атомы водорода от восстановленных пиридиннуклеотидов с образованием молочной кислоты и окисленного пиридиннуклеотида — НАД⁺ (реакция 28); эту реакцию катализирует лактатдегидрогеназа, действующая «в обратном направлении». Окисленный пиридиннуклеотид может вновь акцептировать водород от 3-фосфоглицеринового альдегида и восстанавливаться до НАД·Н и Н⁺. Циклическое функционирование НАД в этих двух реакциях делает возможным использование глюкозы в анаэробных условиях; при этом накапливается молочная кислота (реакция 29).

Как мы уже видели, в результате превращения глюкозы в молочную кислоту образуются в конечном итоге две макроэргические фосфатные связи, и таким путем клетки даже в отсутствие кислорода могут получать небольшое количество энергии. Когда молекула глюкозы просто расщепляется на две молекулы молочной кислоты, изменение свободной энергии (ΔG) равно —52 000 кал/моль. Однако при анаэробном гликолизе, когда ферментативное превращение глюкозы в молочную кислоту в конечном счете приводит к образованию двух молекул АТФ (в результате фосфорилирования АДФ) на каждую молекулу расщепленной глюкозы, уменьшение свободной энергии (ΔG) составляет всего



Пировиноградная кислота

Молочная кислота



Ацетальдегид

Этиловый спирт

лишь —38 000 кал/моль. Оставшиеся 14 000 кал сохраняются в двух молях образовавшегося АТФ (около 7000 кал на 1 моль АТФ).

Реакции анаэробного пути обмена глюкозы идентичны тем, которые происходят при аэробном ее обмене, за исключением последнего этапа — реакции с участием пировиноградной кислоты. В отсутствие кислорода пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту, которая и накапливается; при наличии же кислорода из пировиноградной кислоты образуется ацетилкофермент А, а затем — через цикл Кребса — двуокись углерода и вода.

В клетках дрожжей пировиноградная кислота превращается в ацетальдегид, который может принимать атомы водорода от восстановленного НАД с образованием НАД⁺ и этилового спирта (реакция 30). Если бы клетки нашего тела содержали тот же фермент, который имеется у дрожжей, мы могли бы при усиленной физической нагрузке превращать глюкозу в анаэробных условиях в пировиноградную кислоту и ацетальдегид, что приводило бы к образованию в клетках нашего тела этилового спирта и, вероятно, вызывало бы опьянение. Однако в клетках млекопитающих из пировиноградной кислоты образуется не свободный ацетальдегид, а — через ряд промежуточных продуктов — ацетилкофермент А.

При анаэробном гликолизе конечным акцептором водорода служит не кислород, а какое-нибудь другое вещество; в животных клет-

ках это молочная кислота, у дрожжей — этиловый спирт, а у некоторых бактерий — бутиловый спирт или глицерин.

54. ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ПУТЬ

В глюкозо-6-фосфате у первого атома углерода имеется группа $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$, способная к дегидрированию. Катализирующий эту реакцию фермент — *глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа* — требует в качестве акцептора водорода НАДФ. Подготовительная реакция — присоединение воды — приводит к образованию *6-фосфоглюконовой кислоты*. Эта кислота может дегидри-

роваться (поскольку она имеет группу $\text{H}-\text{C}-\text{OH}$) другим ферментом, также требующим НАДФ в качестве акцептора водорода. Продукт этой реакции подвергается декарбоксилированию с образованием пятиуглеродного сахара — *рибулозо-5-фосфата*, который играет очень важную роль в реакциях, связанных с фотосинтезом (разд. 45). Кроме того, он служит источником пятиуглеродных сахаров, входящих в состав нуклеиновых кислот (реакция 31).

В дальнейших реакциях происходят перестройки молекулы, во время которых 2 или 3 «верхних» атома углерода в молекуле переносятся как одно целое на молекулу другого сахара. С помощью таких реакций синтези-

руются сахара с 3, 4, 5, 6 и даже 7 атомами углерода (рис. 66). Эта серия реакций носит название *пентозофосфатный путь* и представляет собой еще один возможный (наряду с гликолизом) путь обмена глюкозы.

55. ОКИСЛЕНИЕ АМИНОКИСЛОТ

Процесс окисления аминокислот начинается с реакции *дезаминирования*, т. е. с отщепления аминогруппы; оставшаяся углеродная цепь подвергается дальнейшим превращениям и в конце концов вступает в цикл Кребса. Так, например, аминокислота *аланин* после дезаминирования дает пировиноградную кислоту, *глутаминовая кислота* — α -кетоглутаровую, а *аспарагиновая* — щавелевоуксусную (реакция 32).

Эти три аминокислоты вовлекаются в цикл Кребса непосредственно. Другие аминокислоты, помимо реакции дезаминирования, должны пройти еще несколько дополнительных реакций, прежде чем они смогут участвовать в цикле Кребса; однако так или иначе обмен всех аминокислот протекает по этому пути.

56. СИСТЕМА ПЕРЕНОСА ЭЛЕКТРОНОВ

До сих пор мы рассматривали только те реакции, в которых электроны отщепляются от молекул субстрата и переносятся на первичные акцепторы — пиридиннуклеотид или флавин. Однако основными реакциями, приводящими к накоплению энергии в биологически доступной форме, служат реакции, связанные с переносом электронов по «электронному каскаду» — процессом, доставляющим энергию для реакций

окислительного фосфорилирования. Электроны, поступающие в систему переноса электронов от НАД·Н, обладают сравнительно высокой энергией. Проходя по цепи ферментов, они теряют значительную долю этой энергии, причем отданная ими энергия частично сохраняется в форме АТФ.

Ферменты, участвующие в системе переноса электронов, локализованы в мембранах митохондрий; так как они непосредственно соприкасаются друг с другом, то весьма вероятно, что электроны движутся в твердой фазе, а не в жидкой, т. е. не между ферментами, находящимися в растворе.

Из ферментов цикла Кребса в мембранах митохондрий содержится только один фермент — *сукцинатдегидрогеназа*. Ферменты же, превращающие пировиноградную кислоту в ацетилкофермент А, а α -кетоглутаровую — в сукцинилкофермент А, по-видимому, находятся внутри митохондрий, в гранулах, различимых под электронным микроскопом.

Компоненты системы переноса электронов приведены на рис. 76 в порядке увеличения их окислительно-восстановительных потенциалов, которые образуют ряд от $-0,32$ В для пиридиннуклеотидов до $+0,81$ В для кислорода. Однако неизвестно, должен ли каждый электрон на своем пути от пиридиннуклеотида до кислорода пройти через все промежуточные акцепторы или же он может пропустить некоторые из них. Вероятно, электрон должен пройти по крайней мере через три акцептора, так как на каждую пару электронов, прошедших от пиридиннуклеотида до кислорода, образуется по три макроэргические фосфатные связи.

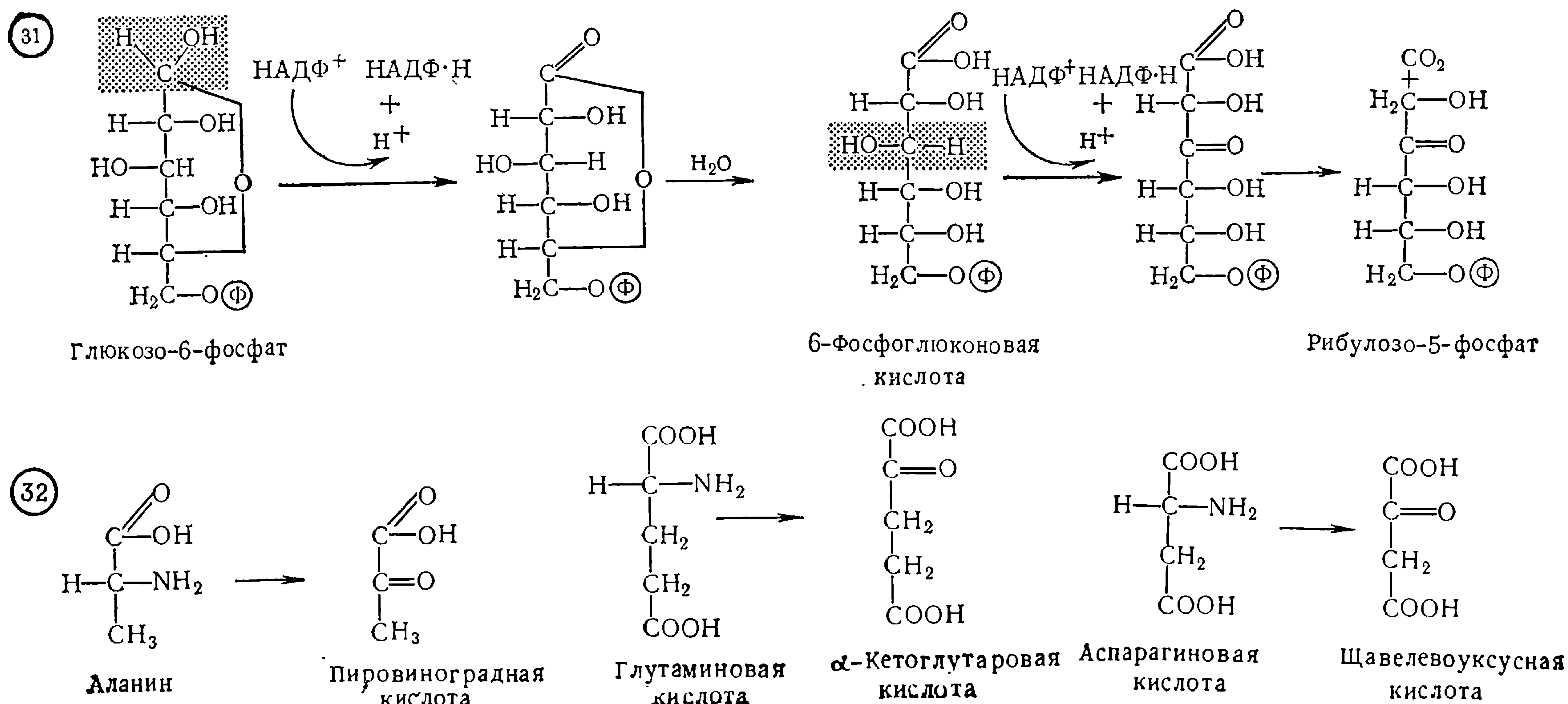
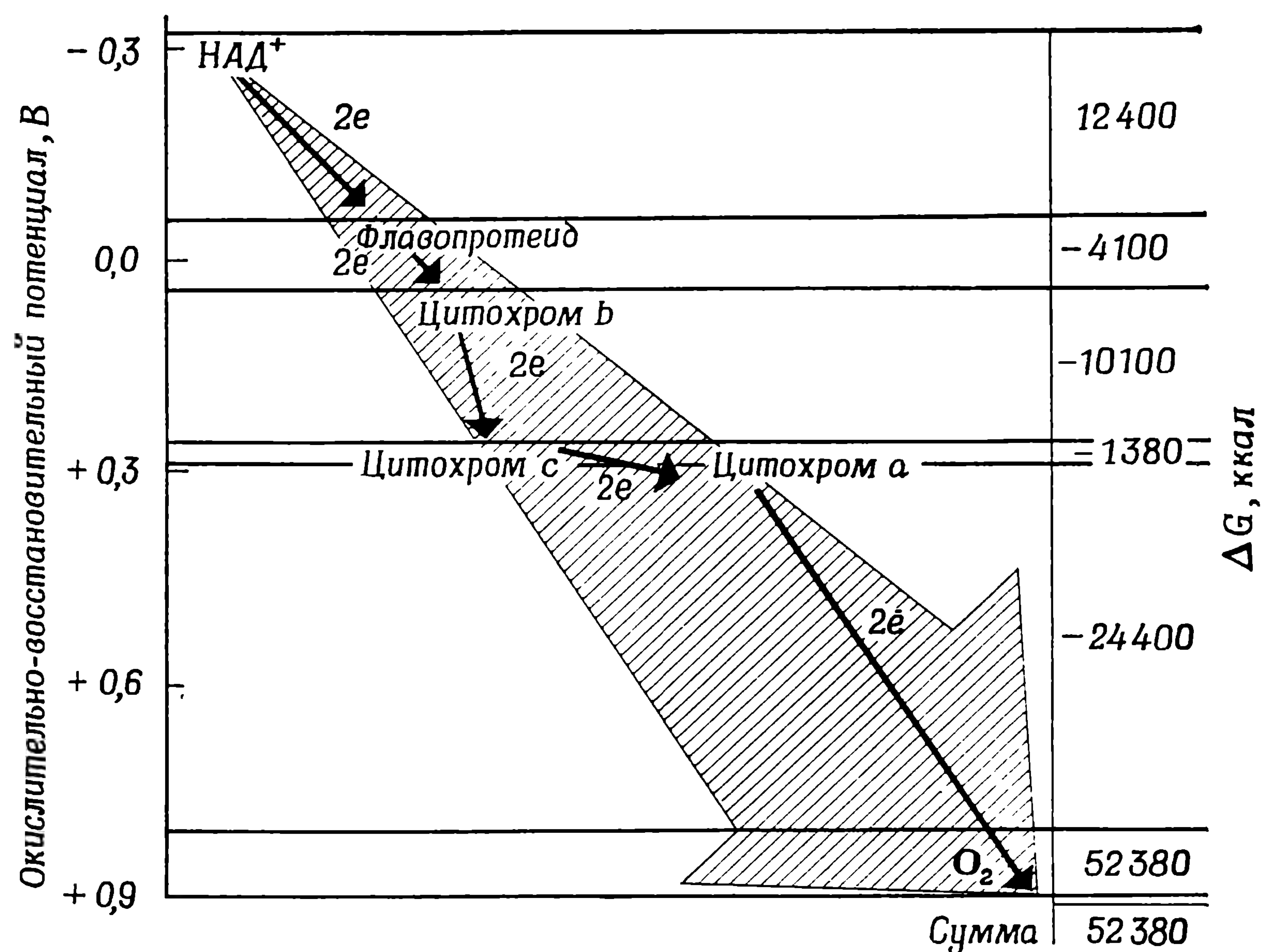


Рис. 76. Изменение потенциала и свободной энергии на последовательных уровнях системы переноса электронов. Энергия, выделяющаяся при переходе электронов от одного акцептора к другому, улавливается и сохраняется в форме макроэргических фосфатных связей ($\sim \Phi$).



Неизвестно также, расположены ли ферменты переноса электронов в мембранах митохондрий в определенном порядке, соответствующем последовательности перехода электронов от одного фермента к другому (т. е. в порядке, соответствующем изменению их окислительно-восстановительных потенциалов), или же ферменты просто находятся достаточно близко друг к другу и электроны могут переходить от одного фермента к другому, имеющему подходящий окислительно-восстановительный потенциал.

Интенсивность окислительного фосфорилирования измеряется скоростью, с которой неорганический фосфат превращается в АТФ при окислении НАД·Н или какого-нибудь другого вещества. Гомогенизируя клетки и разделяя затем субклеточные структуры центрифугированием, можно выделить митохондрии. Если сделать это достаточно осторожно, то выделенные из клетки митохондрии все еще способны осуществлять окислительное фосфорилирование. Более того, можно разрушить митохондрии ультразвуком и получить субмитохондриальные частицы, сохраняющие способность к окислительному фосфорилированию.

В таких очищенных системах окисление НАД·Н и поглощение кислорода происходит только в присутствии АДФ, служащего акцептором фосфатных групп, которые образуют макроэргические связи за счет энергии, освободившейся при переносе электронов. Перенос электронов *тесно сопряжен* с реакцией фосфорилирования и возможен только в том случае, если

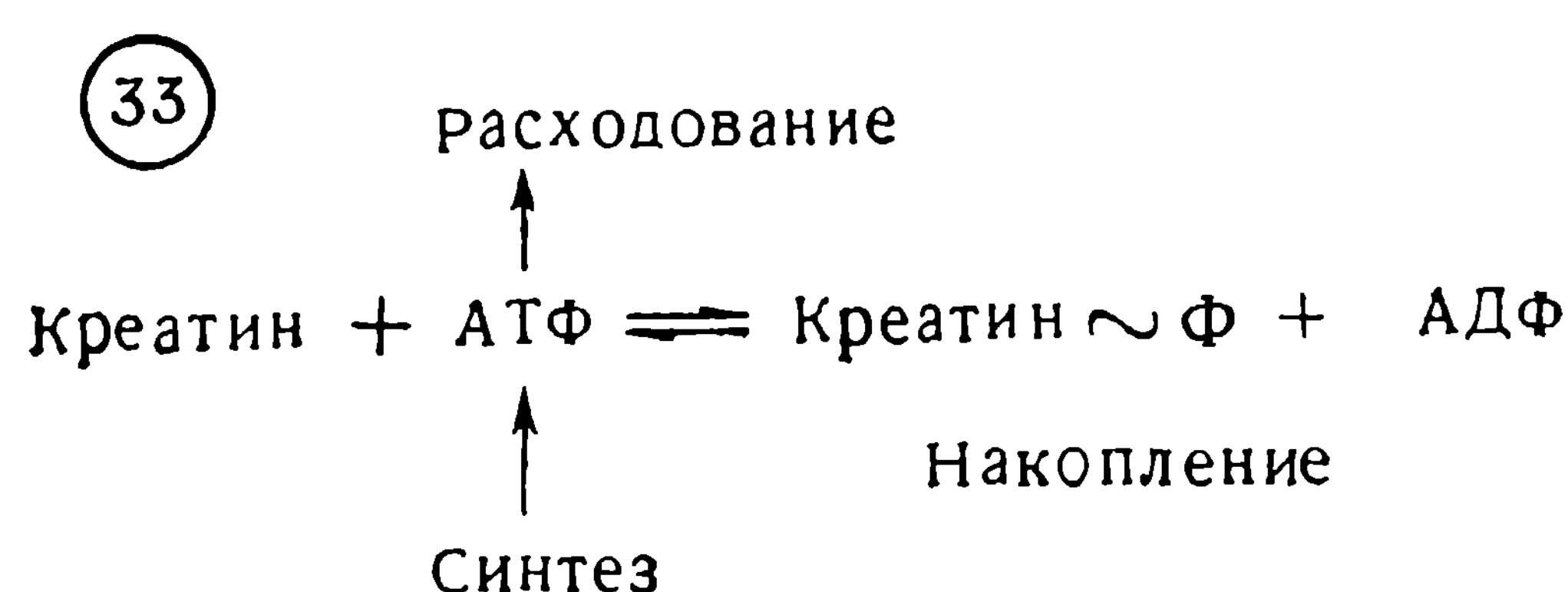
происходит эта реакция. Это в известном смысле позволяет избежать работы вхолостую: если образование макроэргических фосфатных связей невозможно, то переноса электронов не происходит.

Известно, что окисление тесно сопряжено с фосфорилированием и в неповрежденной клетке. Однако некоторые вещества, в частности гормон *тироксин*, могут «разобщать» эти два процесса (фосфорилирование и окисление), и тогда энергия потока электронов не накапливается в форме макроэргических фосфатных связей, а высвобождается в виде тепла. Детали механизма, при помощи которого неорганический фосфат превращается в системе переноса электронов в макроэргический фосфат, усиленно исследуются, но еще не вполне выяснены.

Путь электронов от пиридиннуклеотидов до кислорода, соответствующий перепаду потенциала на 1,13 В (от -0,32 до +0,81 В), при 100%-ном к. п. д. процесса давал бы 52 000 кал на каждую пару электронов. Это можно вычислить по формуле $\Delta G = -nF\Delta E$, где ΔG — изменение свободной энергии, n — число электронов (2), F — число Фарадея (23 040 кал) и ΔE — разность между окислительно-восстановительными потенциалами реагирующих веществ (1,13 В). Однако в экспериментальных условиях большинство клеток образует самое большее три макроэргические фосфатные связи на каждую пару электронов, переносимых с пиридиннуклеотида на кислород (фиг. 76). Каждая макроэргическая фосфатная связь эквива-

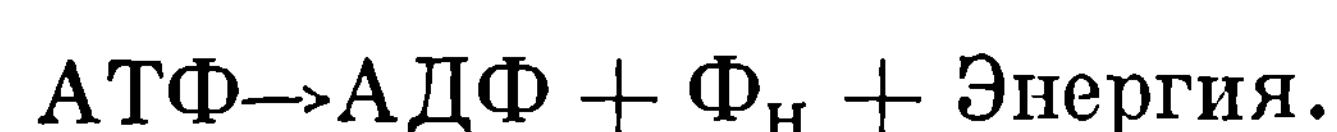
лентна приблизительно 7000 кал; таким образом, три макроэргические фосфатные связи эквивалентны 21 000 кал. Исходя из этого можно определить эффективность системы переноса электронов; ее к. п. д. составляет $\frac{21000}{52000}$, т. е. около 40 %.

Содержание АТФ в каждой клетке обычно невелико. Однако в мышечных клетках, при сокращении которых затрачивается большое количество энергии за короткий промежуток времени, содержится *креатинфосфат*, служащий дополнительным резервуаром макроэргических фосфатных связей. Концевая фосфатная группа АТФ переносится ферментом *креатинкиназой* на креатин с образованием креатинфосфата и АДФ (реакция 33). Фосфатная связь креатинфосфата — это тоже макроэргическая связь. Для того чтобы ее энергия могла быть использована в такой реакции, как мышечное сокращение, макроэргическая фосфатная связь креатинфосфата должна быть снова перенесена на АДФ, который при этом превращается в АТФ.



Тесная сопряженность процессов фосфорилирования и окисления в системе переноса электронов лежит в основе механизма, регулирующего скорость образования энергии в зависимости от скорости ее использования. В покоящейся мышечной клетке окислительное фосфорилирование продолжается до превращения всего АДФ в АТФ, а затем прекращается вследствие истощения запаса акцепторов макроэргических фосфатных связей. Окисление (т. е. перенос электронов и использование кислорода) тесно сопряжено с фосфорилированием, поэтому оно также прекращается.

При мышечном сокращении необходимую энергию доставляет отщепление от АТФ макроэргической концевой фосфатной группы:



Поскольку образовавшийся АДФ может служить акцептором макроэргических связей, начинается реакция фосфорилирования и возникает поток электронов, направленный к кислороду. Оба процесса продолжают до тех пор,

пока весь АДФ не превратится в АТФ. Системы, служащие источником электрической энергии, имеют сходные регулирующие механизмы, соразмеряющие скорость выработки электроэнергии со скоростью ее потребления.

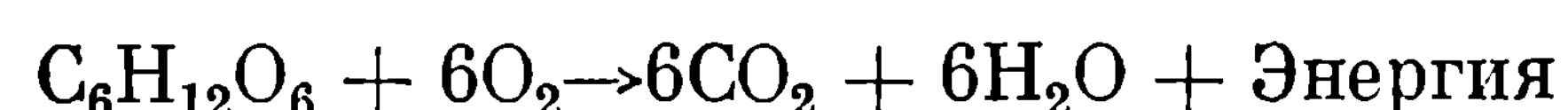
Интересные расчеты общих энергетических изменений, связанных с процессами обмена в человеческом организме, были выполнены Э. Боллом. В процессе превращения кислорода в воду участвуют наряду с атомами водорода и электроны. Общий поток их в организме человека можно приблизительно определить и выразить в амперах. Исходя из потребления кислорода организмом взрослого человека в состоянии покоя ($264 \text{ см}^3/\text{мин}$), а также того факта, что каждый атом кислорода для образования молекулы воды требует двух атомов водорода и двух электронов, Болл подсчитал, что в каждую минуту во всех клетках тела с молекул усвоенных питательных веществ через дегидрогеназы и цитохромы на кислород переходит $2,86 \cdot 10^{22}$ электронов, т. е. суммарная сила тока достигает 76 А. Это довольно внушительная величина; ведь через обычную лампочку 100 Вт проходит ток силой всего лишь около 1 А.

Переходу электронов с субстрата на кислород соответствует разность потенциалов 1,13 В (от $-0,32$ до $+0,81$ В); вольты, помноженные на амперы, дают ватты, так что $1,13 \cdot 76 = 85,9$ Вт.

Общий расход энергии можно также определить по числу калорий, используемых за 1 мин (около 1,27 кал в состоянии покоя). Пользуясь надлежащими пересчетными коэффициентами, можно показать, что эта величина эквивалентна примерно 88 Вт, что удовлетворительно согласуется с величиной, вычисленной ранее.

Таким образом, мощность, потребляемая человеческим организмом, приблизительно равна мощности, потребляемой стоваттной электрической лампочкой; однако при этом в организме используются значительно большие токи при значительно меньших напряжениях.

Превращение глюкозы в двуокись углерода и воду в калориметре дает около 4 кал энергии на 1 г. Описывая последовательные этапы обмена глюкозы в клетках, мы отмечали, что освобожденная энергия запасается в макроэргических фосфатных связях, т. е. в такой форме, в которой она может легко использоваться для выполнения самых разных видов работы. Теперь мы можем расчленив суммарную реакцию



на ряд этапов и посмотреть, где именно выделяется полезная энергия.

Отдельные этапы расщепления глюкозы

1. $C_6H_{12}O_6 + 2 \sim \Phi \rightarrow 2PK + 2НАД \cdot Н + 4 \sim \Phi$
2. $2PK \rightarrow 2CO_2 + 2Ацетил-KoA + 2НАД \cdot Н$
3. $2Ацетил-KoA \rightarrow 4CO_2 + 6НАД \cdot Н + 2H_2ФП + 2 \sim \Phi$
4. $C_6H_{12}O_6 \rightarrow 6CO_2 + 10НАД \cdot Н + 2H_2ФП + 4 \sim \Phi$
5. $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 30 \sim \Phi + 4 \sim \Phi + 4 \sim \Phi$

При гликолизе (1-й этап) глюкоза активируется путем присоединения $2 \sim \Phi$ и затем превращается в $2PK^1) + 2НАД \cdot Н + 4 \sim \Phi$. После этого две молекулы пировиноградной кислоты расщепляются (2-й этап) до $2CO_2 + 2$ ацетил- $KoA + 2НАД \cdot Н$. Наконец, в цикле лимонной кислоты (3-й этап) две молекулы ацетил- KoA расщепляются до $4CO_2 + 6НАД \cdot Н + 2H_2ФП^2) + 2 \sim \Phi$.

Эти реакции можно суммировать (4-й этап), исключив вещества, фигурирующие и в правой и в левой частях уравнений. Окисление $НАД \cdot Н$ в системе переноса электронов дает $3 \sim \Phi$ на 1 моль; следовательно, 10 $НАД \cdot Н$ эквивалентно $30 \sim \Phi$. Окисление $H_2ФП$ дает $2 \sim \Phi$ на 1 моль; таким образом, $2H_2ФП = 4 \sim \Phi$. Просуммировав, мы увидим, что полное аэробное расщепление 1 моля (180 г) глюкозы дает $38 \sim \Phi$ (5-й этап). Каждая связь $\sim \Phi$ эквивалентна примерно 7000 кал, а $38 \sim \Phi = 266\,000$ кал.

При сжигании 1 моля глюкозы в калориметре освобождается в виде тепла около 686 000 кал. При расщеплении глюкозы в клетках в форме, пригодной для использования ($\sim \Phi$), освобождается $266\,000/686\,000$, т. е. около 42 % всей энергии. Остальная энергия рассеивается в виде тепла.

57. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МИТОХОНДРИЙ

Изолированные митохондрии способны осуществлять весь комплекс реакций цикла лимонной кислоты, переноса электронов и окислительного фосфорилирования. Форма митохондрий варьирует от почти сферической до продолговатой, но чаще всего это эллипсоидные частицы около 3 мкм в длину и несколько менее 1 мкм в поперечнике. Их можно видеть при сильном увеличении в обычный микроскоп, особенно на окрашенных срезах ткани, однако детали их внутренней структуры выявляются лишь при исследовании в электронном микроскопе. В некоторых крупных клетках, очень богатых митохондриями, например в цитоплазме гигантской амобы (*Chaos chaos*), число их достигает нескольких сотен тысяч, а в каждой клетке пече-

ни млекопитающих содержится в среднем около тысячи митохондрий. Белок митохондрий составляет около 20 % всего белка клетки печени.

Каждая митохондрия имеет две мембраны: наружную, гладкую, и внутреннюю, образующую многочисленные складки — кристы, которые выступают в полость митохондрий (рис. 77). В некоторых митохондриях кристы перегородивают центральную полость от одной ее стенки до другой. Эта внутренняя мембрана имеет гораздо большую поверхность, чем наружная. Обе они представляют собой «элементарные мембраны», состоящие из двойного слоя липидных молекул, покрытого с каждой стороны слоем молекул белка. Жидкое содержимое центральной полости, стенки которого образует внутренняя мембрана, называется *матриксом*.

В матриксе в растворенном состоянии находятся ферменты цикла Кребса. Ферменты, образующие систему переноса электронов, прочно связаны с внутренней мембраной. Некоторые данные указывают на то, что ферменты дыхательной цепи, катализирующие последовательные реакции, по-видимому, действительно расположены в этой мембране друг подле друга. Каждая группа этих переносящих электроны ферментов, называемая *дыхательным ансамблем*, представляет собой одну из элементарных функциональных единиц на субклеточном уровне. По имеющимся оценкам, митохондрия клетки печени содержит около 15 000 дыхательных ансамблей и они составляют примерно четверть всей массы митохондриальных мембран. Таким образом, мембрана — это не просто защитная оболочка, а важный функциональный компонент митохондрии.

Электронные микрофотографии митохондрий, полученные при высоком разрешении, показали, что на внешней поверхности наружной мембраны и на внутренней поверхности внутренней мембраны находятся мельчайшие частицы (рис. 78). Частицы, прикрепленные к внутренней мембране, в типичных случаях состоят из сферической «головки», цилиндрической ножки и подставки. Эти частицы содержат дыхательные ансамбли, систему переноса электронов и ферменты окислительного фосфорилирования; возможно, что именно здесь протекают ферментативные реакции, осуществляемые митохондриями.

Очевидно, значительная часть биологически полезной энергии в форме АТФ генерируется ферментными системами, находящимися во внутренней мембране митохондрий. Однако большая часть энергии, используемой в клетке, нужна для процессов, протекающих вне митохондрий. АТФ используется при синтезе белков, жиров,

¹⁾ PK — пировиноградная кислота.

²⁾ ФП — флавопротеид.



Рис. 77. Электронная микрофотография митохондрии из ацинарной клетки поджелудочной железы ($\times 207\,000$)

Видна двуслойная элементарная мембрана, образующая гладкую наружную мембрану митохондрии (1) и внутреннюю мембрану (2) с ее складками — так называемыми кристами (3).

углеводов, нуклеиновых кислот и других сложных соединений, при переносе веществ через плазматическую мембрану, при проведении нервных импульсов и сокращении мышечных волокон. Все эти процессы осуществляются (всецело или главным образом) вне митохондрий — в других частях клетки. Пока еще не из-

вестно, каким образом макроэргические фосфатные связи, образующиеся внутри митохондрии, могут быть использованы за ее пределами, так как мембраны, подобные тем, из которых состоят стенки митохондрий, в большинстве случаев непроницаемы для таких крупных заряженных молекул, как АТФ.

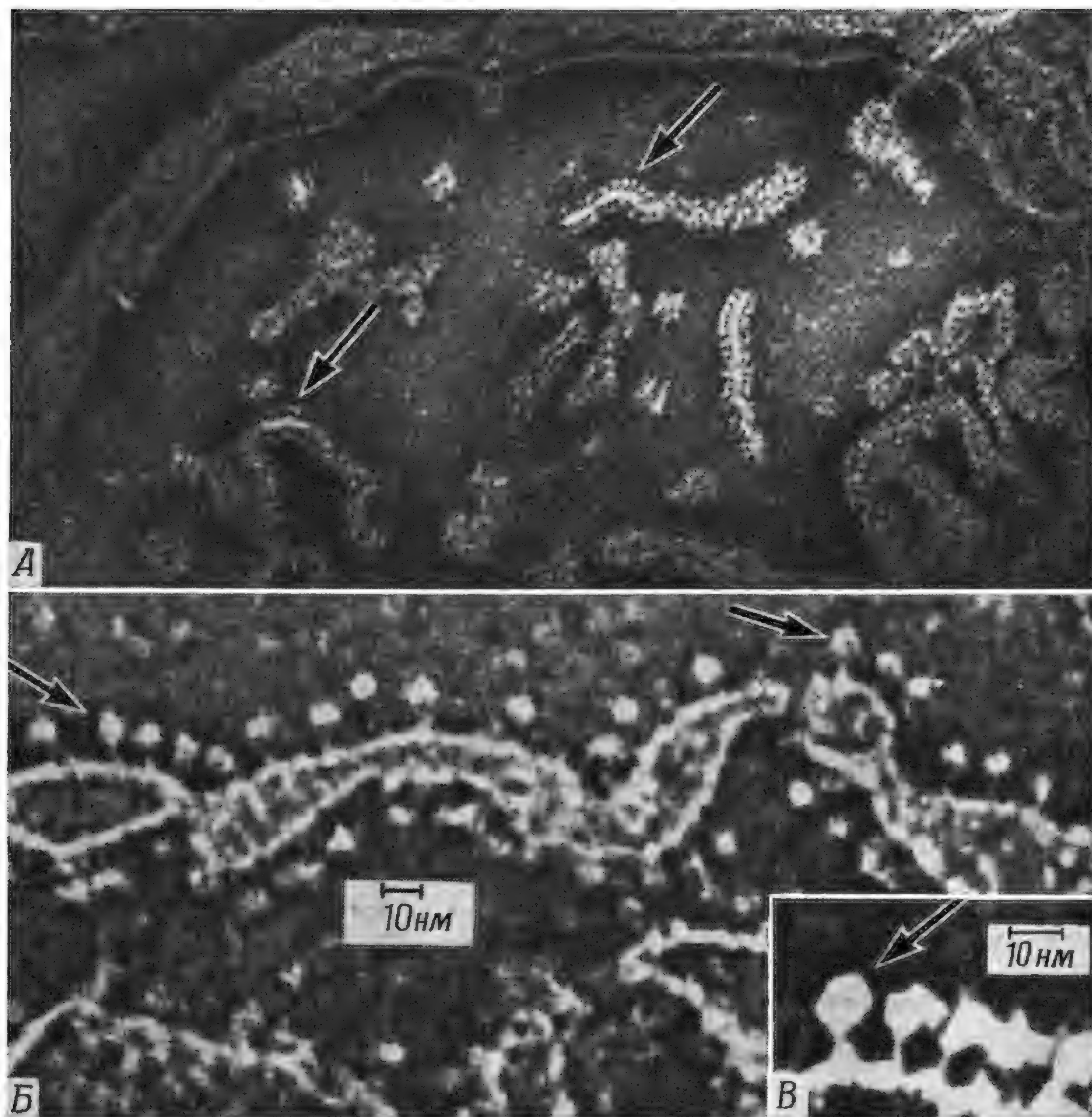


Рис. 78. Электронная микрофотография митохондрии после набухания в гипотоническом растворе.

Структуры выделяются на темном фоне благодаря применению негативного контраста (фосфовольфрамат).

А. Изолированные фрагменты крист (указаны стрелками $\times 85\,000$). Б. То же при большем увеличении ($\times 500\,000$); видны «элементарные частицы», прикрепленные ножкой к поверхности крист. В. При еще большем увеличении ($\times 650\,000$) ясно видна полигональная форма «элементарных частиц» и их тонкие ножки.

В настоящее время биохимиков очень интересует еще одна проблема — вопрос о регулировании метаболической активности митохондрий. Клетка может содержать тысячу и более митохондрий, и деятельность каждой из них должна регулироваться таким образом, чтобы в каждый данный момент вырабатывалось столько энергии, сколько необходимо клетке. При переходе из активного состояния в состояние покоя скорость использования клеткой макроэнергетических фосфатных связей ($\sim \Phi$) может изменяться в поразительно широких пределах.

Эта скорость была измерена в мышечных клетках лягушки; оказалось, что за 1 мин 100 г мышечной ткани используют в состоянии покоя 1,6 мкмоль $\sim \Phi$, а в состоянии тетануса, т. е. непрерывного сокращения, 3300 мкмоль $\sim \Phi$. Скорость синтеза АТФ в клетке в значительной степени регулируется скоростью его использования. Поток электронов в дыхательной цепи клетки тесно сопряжен с фосфорилированием, а окислительное фосфорилирование может происходить только при наличии АДФ, который мог бы превращаться в АТФ. Таким образом,

создается система, в которой использование клеткой АТФ, приводящее к образованию АДФ, служит фактором, регулирующим скорость синтеза АТФ. Кроме того, концентрация АДФ влияет на структуру и биологическую активность некоторых ферментов, участвующих в окислении глюкозы. Повышение концентрации АДФ может вести к повышению активности этих ферментов и к увеличению скорости образования АТФ. Вопрос о природе и взаимоотношениях различных регулирующих систем такого рода становится сейчас одной из самых актуальных проблем биологии.

58. ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА И ТЕМПЕРАТУРА ТЕЛА

В результате метаболических реакций, протекающих в клетке, только около половины энергии, заключенной в молекулах питательных веществ, запасается в форме АТФ. Часть энергии не может быть использована (энтропия), а остальная энергия рассеивается в виде тепла. Все растения и большая часть животных отдают почти всю эту тепловую энергию окружающей среде. Иными словами, эти организмы теряют почти половину энергии питательных веществ, не извлекая из нее существенной пользы. (Как мы увидим, это имеет большое значение в связи с представлением о *цепях питания*.) Температура тела у таких животных, называемых *пойкилотермными*, изменяется вместе с температурой внешней среды.

В живых клетках, так же как и в пробирке химика, скорость химических реакций зависит от температуры. С повышением температуры на 10 °C скорость очень многих (если не большинства) реакций удваивается. Поэтому интенсивность обмена у пойкилотермных животных возрастает при повышении температуры и падает при ее снижении. Такие животные могут двигаться, питаться и расти при теплой погоде, но с наступлением холода становятся неактивными.

У двух групп животных — у птиц и млекопитающих — выработались физиологические механизмы, позволяющие им поддерживать постоянную температуру тела даже при сильных колебаниях температуры окружающей среды. Животных, обладающих такого рода внутренними «термостатами», называют *гомойотермными*. У различных млекопитающих температура тела обычно варьирует в пределах от 36 до 39 °C. У птиц она несколько выше — от 40 до 43 °C. Гомойотермные животные, способные поддерживать относительно постоянную температуру тела, сохраняют высокую интенсивность обмен-

на и остаются активными даже при сильном понижении температуры среды. Выработав термоизолирующие приспособления в виде жирового слоя, шерстного покрова или перьев, уменьшающие потерю тепла, они используют сохраняемое организмом тепло для поддержания нормальной температуры тела и высокой интенсивности метаболизма.

Нетрудно понять, почему животному легче сохранять постоянную температуру при более низкой по сравнению с температурой его тела температуре среды, чем при более высокой. Животное, обладающее эффективной термоизоляцией, способно сберечь тепло, уменьшая до минимума приток крови к поверхности тела, и увеличивать выработку тепла за счет мышечных сокращений (дрожь). Но гомойотермные животные не могут долго переносить температуру среды, значительно превышающую температуру их тела. Существующие механизмы охлаждения тела — усиление притока крови к поверхности тела, приводящее к повышенной отдаче тепла, охлаждение поверхности тела путем испарения воды (потоотделение у человека, резко учащенное дыхание с приоткрытым ртом у собак) — не очень эффективны, когда температура среды выше температуры тела.

При измерении интенсивности обмена у множества видов гомойотермных животных был обнаружен интересный факт: оказалось, что уровень основного обмена обратно пропорционален размерам тела. Чем меньше организм, тем выше интенсивность обмена, выраженная в количестве кислорода, потребляемого за 1 ч в расчете на 1 г веса тела. Чем меньше размеры животного, тем больше у него отношение поверхности к объему и, следовательно, тем больше потеря тепла на единицу массы тела, а для компенсации этой потери требуется более высокая интенсивность обмена. По существу от этого зависит нижний предел возможных размеров тела у гомойотермного животного: при слишком малой величине нужна была бы такая интенсивность дыхания и потребления пищи, которая физически неосуществима. Самое мелкое из современных млекопитающих — землеройка — весит всего лишь около 4 г; она должна ежедневно поглощать количество пищи, почти равное ее собственному весу, иначе она через несколько часов погибнет от голода!

Это обратное соотношение размеров тела и интенсивности основного обмена создает серьезные трудности для мелких животных в холодное время года. В зимние месяцы отдача тепла организмом значительно возрастает, а в то же время пищевые ресурсы для животного

обычно сильно сокращаются по сравнению с более теплыми периодами. Некоторые млекопитающие—грызуны, насекомоядные и летучие мыши—в известной мере обходят это затруднение, впадая в *зимнюю спячку*. При этом температура тела у них снижается настолько, что оказывается всего лишь на 1—2° С выше температуры окружающей среды; все метаболические реакции и физиологические процессы резко замедляются. В таком состоянии животное проводит всю зиму. Птицы, за очень немногими исключениями, не впадают зимой в спячку, а либо мигрируют в более теплые края, чтобы избежать холода, либо затрачивают больше времени на поиски пищи. Летучие мыши в ноч-

ное время могут поддерживать температуру своего тела на довольно высоком и постоянном уровне, но днем, в период сна, она падает почти до уровня окружающей температуры. Таким способом эти животные сберегают энергию пищи, съеденной за ночь.

Медведи и некоторые другие крупные млекопитающие не впадают зимой в настоящую спячку, но прекращают активность и почти все время спят. В этот период они расходуют обильные запасы жира, накопленные летом и осенью. Температура тела у них, однако, снижается всего лишь на несколько градусов, и этим их состояние резко отличается от настоящей спячки мелких млекопитающих.

ПРОЦЕССЫ БИОСИНТЕЗА

В предыдущей главе речь шла о ферментативных процессах, в результате которых молекулы питательных веществ разрушаются, а их энергия сохраняется в биологически доступной форме — в виде макроэргических фосфатных связей АТФ. Такие процессы называют *катаболическими* в отличие от *анаболических* процессов, в ходе которых из мелких молекул строятся более крупные. В клетках животных и растений протекает множество анаболических реакций. Соответствующие ферменты катализируют всевозможные биосинтетические процессы, в которых используется энергия АТФ, а исходными материалами служат некоторые 5-, 4-, 3-, 2- и 1-углеродные соединения, образующиеся в качестве промежуточных продуктов при обмене глюкозы, жирных кислот и других соединений. Анаболические процессы — процессы созидания — и катаболические процессы — процессы разрушения — настолько тесно взаимосвязаны и взаимозависимы, что часто трудно бывает решить, следует ли считать данную реакцию анаболической или катаболической; она может быть анаболической в одной цепи реакций и катаболической — в другой.

59. ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ БИОСИНТЕЗА

Проблема промежуточного обмена, т. е. последовательности ферментативных реакций, в ходе которых синтезируется и расщепляется множество разнообразнейших соединений, настолько сложна, что мы не можем здесь рассматривать ее в деталях. Фермент, регулирующий ход каждой реакции, представляет собой белковую молекулу; ее структура детерминирована генетически при участии процессов, которые будут обсуждаться в гл. VII. В совокупность ферментативных реакций, приводящих к синтезу любого соединения, обычно входит один или несколько самонастраивающихся механизмов, регулирующих и согласующих между собой скорости различных этапов данной последовательности реакций. Можно сформулировать несколько основных принципов, которым подчиняются происходящие в клетке процессы биосинтеза.

1. Каждая клетка обычно сама синтезирует для себя белки, нуклеиновые кислоты, липиды, полисахариды и другие сложные вещества, а не получает их готовыми от других клеток. Например, находящийся в мышцах гликоген синтезируется в мышечных клетках, а не приносится кровью из печени.

2. Каждый этап процесса биосинтеза катализируется отдельным ферментом.

3. Некоторые этапы в последовательности биосинтетических реакций не требуют доставки энергии извне, хотя в целом происходящие в клетке процессы синтеза сложных молекул нуждаются в поступлении химической энергии на различных этапах.

4. Исходным сырьем для процессов биосинтеза служат сравнительно немногие вещества, в том числе ацетилкофермент А, глицин, сукцинилкофермент А, рибоза, пировиноградная кислота и глицерин.

5. Процессы синтеза — это, как правило, не просто обращение тех процессов, в результате которых происходит расщепление данной молекулы; в них всегда входят один или несколько особых этапов, отличных от любого из этапов процесса расщепления. Поскольку эти этапы катализируются специальными ферментами, синтез сложной молекулы и ее расщепление регулируются при помощи различных, обособленных друг от друга механизмов.

6. Процесс биосинтеза — это не только построение макромолекул из простых предшественников, но и «сборка» из них различного рода мембран, образующих наружные границы клетки и внутриклеточных органелл. При быстром росте клетке приходится расходовать большую часть всей вырабатываемой в ней энергии на процессы биосинтеза, в частности на биосинтез белков. В быстро растущей бактериальной клетке до 90% всей энергии, затрачиваемой на биосинтез, может уходить на построение белков. Даже клетке, которая не растет, не увеличивает своей массы, приходится тратить значительную часть своей энергии на ту химическую работу, которая необходима для осуществления процессов биосинтеза. Составляющие каждую клетку молекулы непрерывно расщеп-

ляются и синтезируются вновь; иными словами, они находятся в динамическом состоянии.

60. ДИНАМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ КЛЕТОЧНЫХ КОМПОНЕНТОВ

Обычно нам кажется, что наше тело, равно как и различные растения или животные, не изменяется на протяжении дней и даже недель. Поэтому долгое время полагали, что клетки тела и составляющие их молекулы неизменны. Еще каких-нибудь 30 лет назад считалось, что молекулы питательных веществ, не идущие для увеличения общей массы клеток, быстро используются для получения энергии. Это означало, что можно различать два рода молекул: относительно неизменные, статичные молекулы, из которых состоят «строительные материалы» клетки, и молекулы, которые быстро перерабатываются и служат, таким образом, клеточным «топливом».

Однако эксперименты, в которых крысам или другим животным давали аминокислоты, жиры, углеводы, воду и другие молекулы, надлежащим образом меченные каким-нибудь радиоактивным или тяжелым изотопом, показали, что составные части клетки находятся в состоянии непрерывного изменения. Меченые аминокислоты быстро включаются в белки тела, а меченые жирные кислоты немедленно входят в состав жировых отложений, хотя увеличения общего количества белка или жира в организме при этом не происходит. Углеродные атомы молекул сахара могут войти в состав молекулы аминокислоты или жирной кислоты.

Белки и жиры организма и даже вещество кости непрерывно и быстро синтезируются и расщепляются. Во взрослом организме скорости синтеза и распада примерно одинаковы, так что общая его масса не изменяется или почти не изменяется. Таким образом, различие между молекулами «строительных материалов» и молекулами «топлива» несколько стирается, поскольку некоторая часть молекул, составляющих «строительные материалы», непрерывно расщепляется и используется как «топливо», а некоторые молекулы «топлива» используются для синтеза новых «строительных материалов».

Единственное исключение из этого общего правила о динамичности молекул касается ДНК, молекулы которой образуют единицы наследственности — *гены*, содержащиеся в ядре каждой клетки. Опыты с мечеными атомами показали, что молекулы ДНК необыкновенно стабильны; они очень медленно разрушаются и медленно ресинтезируются. Содержание ДНК

в ядре каждой клетки данного организма постоянно. Конечно, при каждом клеточном делении образуются новые молекулы ДНК. Стабильность ДНК имеет большое значение для обеспечения максимально точной передачи генетической информации последующим поколениям и сведения к минимуму возможности отклонений.

Молекулы РНК, напротив, непрерывно синтезируются и расщепляются, и количество РНК в клетке может сильно колебаться.

На основании скорости включения меченых атомов было вычислено, что у человека половина всех тканевых белков распадается и строится заново в течение каждых 80 дней. Это средняя цифра; некоторые белки замещаются гораздо быстрее, другие — медленнее. Белки печени и сыворотки крови замещаются очень быстро; они наполовину обновляются каждые 10 дней. У некоторых ферментов печени этот период составляет всего 2—4 ч. Белки мышц замещаются медленнее, обновляясь наполовину каждые 180 дней. Строго говоря, с химической точки зрения мы с вами уже не те, что были вчера!

Некоторые аспекты современных представлений о локализации различных ферментных систем в клетке схематически представлены на рис. 79. Синтез ДНК и РНК происходит в ядре, перенос электронов и окислительное фосфорилирование — в митохондриях, синтез белка — в рибосомах, свободно взвешенных в цитоплазме или связанных с мембранами эндоплазматической сети. Активация аминокислот для синтеза белка, гликолиз и многие другие реакции происходят в клеточном соке и, по-видимому, не связаны с определенными субклеточными частицами.

Многие этапы процессов биосинтеза сопряжены с образованием ангидридных связей, например пептидных связей белков, гликозидных связей полисахаридов, эфирных связей липидов и нуклеиновых кислот. Однако эти связи образуются путем реакций, не сопровождающихся выделением воды; так, биосинтез сахарозы в растениях сахарного тростника протекает не по уравнению:



Дело в том, что для протекания этой реакции слева направо потребовалось бы около 5500 кал/моль энергии, если бы все участвующие в ней вещества находились в концентрации 1 моль/л. Между тем в растительной клетке концентрации глюкозы и фруктозы, вероятно, ниже 0,01 моль/л, концентрация же воды очень высока — около 55 моль/л. В этих условиях

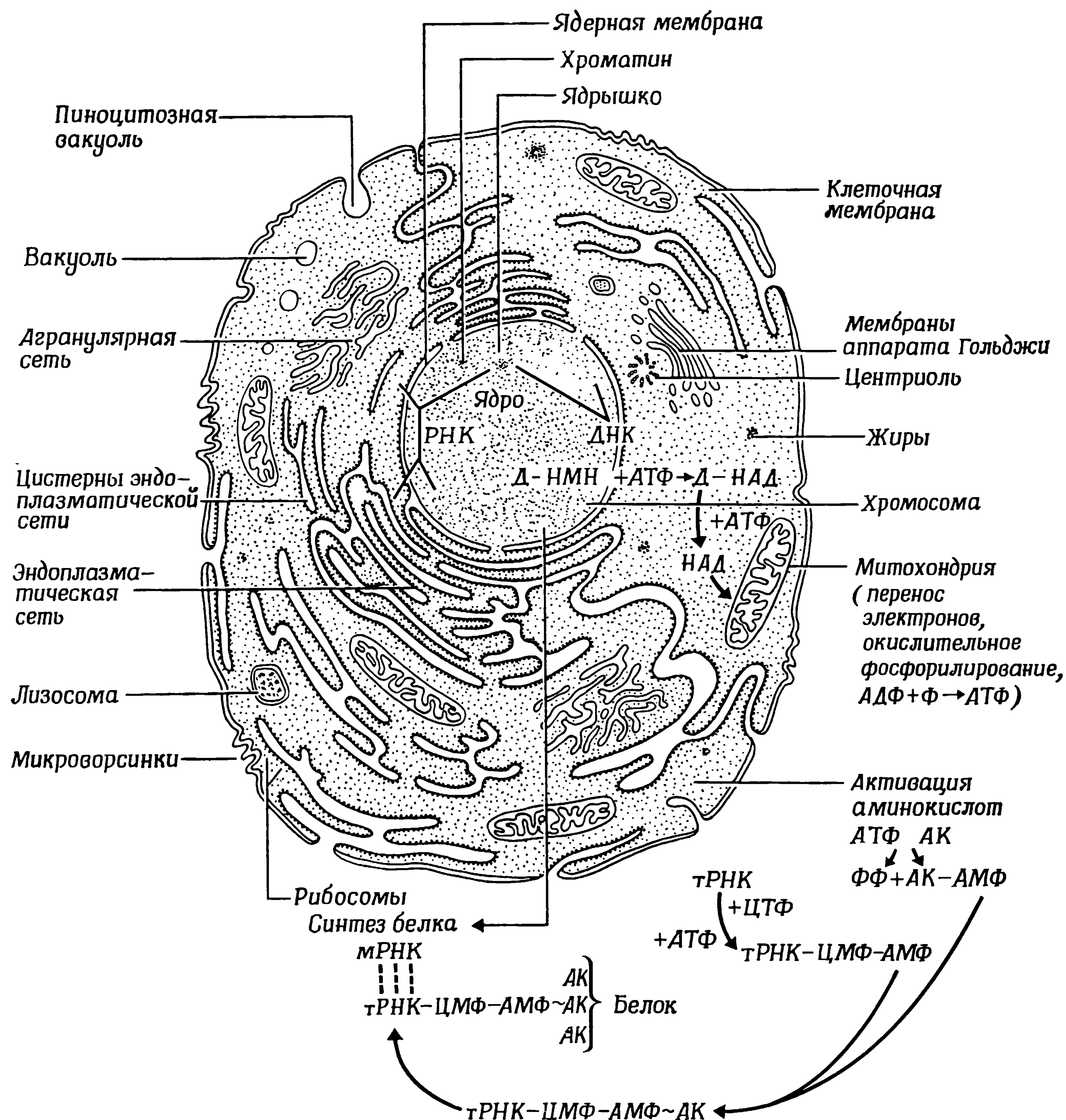
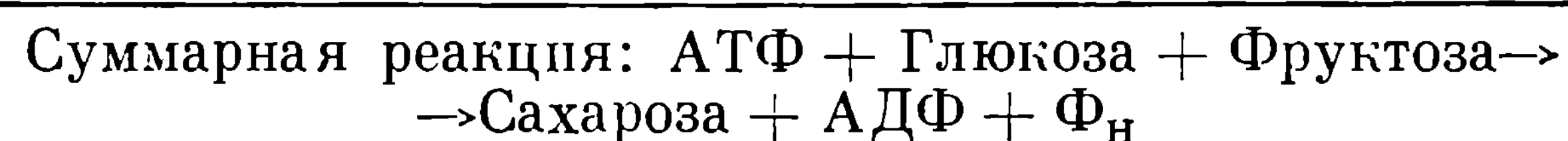
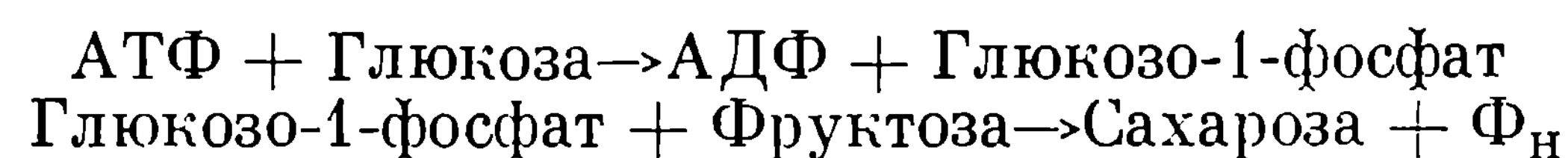


Рис. 79. Схематическое изображение клетки, показывающее связь некоторых ферментативных реакций с субклеточными структурами. Д-НМН — дезамидоникотинамид-мононуклеотид; Д-НАД — дезамидоникотинамиддинуклеотид.

точка равновесия реакции была бы сдвинута очень далеко влево.

В действительности одно или несколько из реагирующих веществ, глюкоза или фруктоза, активируются путем реакции с АТФ; при этом происходит ферментативный перенос концевой фосфата АТФ на глюкозу с сохранением части энергии в концевой фосфатной связи. Глюкозо-фосфат, содержащий больше энергии, чем свободная глюкоза, может вступать с фруктозой в другую ферментативную реакцию, в результате чего получают сахароза и неорганический фосфат:



Реакция идет слева направо, так как в общем итоге свободная энергия уменьшается. Из 7000 кал, поставляемых фосфатной связью, на соединение глюкозы и фруктозы с образованием сахарозы используется 5500 кал. Общее уменьшение свободной энергии составляет 1500 кал/моль. Этого достаточно для сдвига реакции вправо и синтеза сахарозы. Посколь-

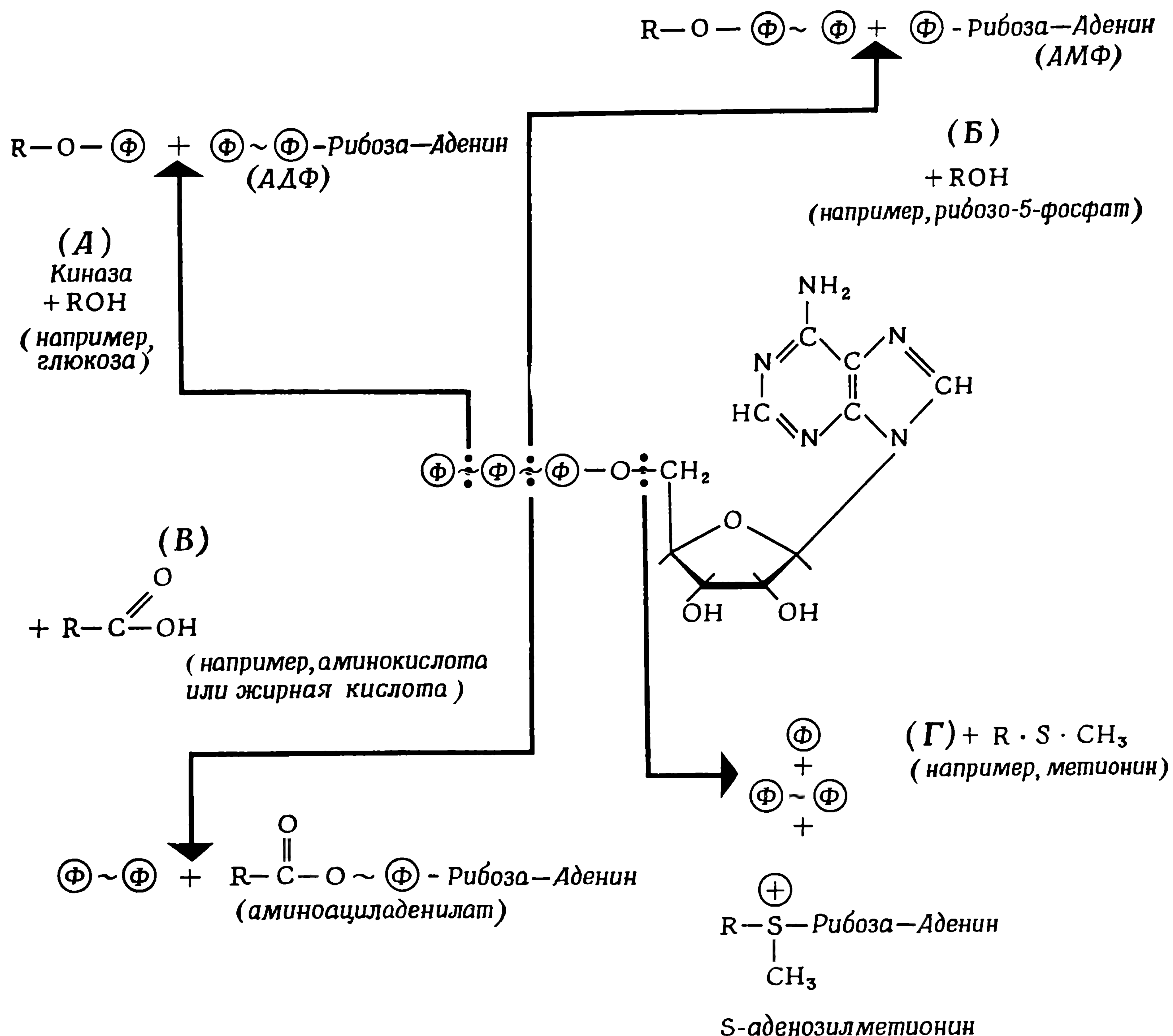


Рис. 80. Четыре основных типа реакций аденозинтрифосфата: а) перенос фосфата; б) перенос пирогосфата; в) перенос адениловой кислоты; г) перенос аденозильной группы.

ку вода не является продуктом этой реакции, высокое содержание ее в клетке не задерживает процесс.

АТФ содержит две макроэргические связи и обладает способностью участвовать в реакциях переноса групп. Он может вступать в различные реакции, перенося энергию на другую молекулу и снабжая эту молекулу энергией, необходимой для осуществления дальнейших реакций. В зависимости от того, какая из макроэргических связей АТФ разрывается, реакция может привести: а) к переносу концевой фосфатной группы и образованию АДФ; б) к переносу двух концевых фосфатных групп (так называемой пирогосфатной группы) и образованию АМФ (аденозинмонофосфата); в) к переносу аденозинмонофосфатной группы с выделением пирогосфата или г) к переносу группы аденозина в целом с образованием пирогос-

фата из двух концевых фосфатных групп и неорганического фосфата из третьей фосфатной группы АТФ. Эти четыре типа реакции изображены на рис. 80.

Наиболее обычна реакция первого типа (а). Если концевая фосфатная группа переносится на воду, то реакция сводится к гидролизу этой концевой фосфатной группы; при этом изменение свободной энергии реакции будет отрицательным и величина ΔF составляет 7000 кал/моль. Процесс переноса фосфата на воду — реакция экзергоническая (т. е. сопровождается выделением энергии), что позволяет объяснить высокую способность концевой фосфатной группы АТФ к переносу. Этот концевой фосфат может быть перенесен от АТФ на

гидроксильные группы $\begin{array}{c} \text{OH} \\ \diagup \quad \diagdown \\ \text{C} \\ \diagdown \quad \diagup \end{array}$, на карбоксиль-

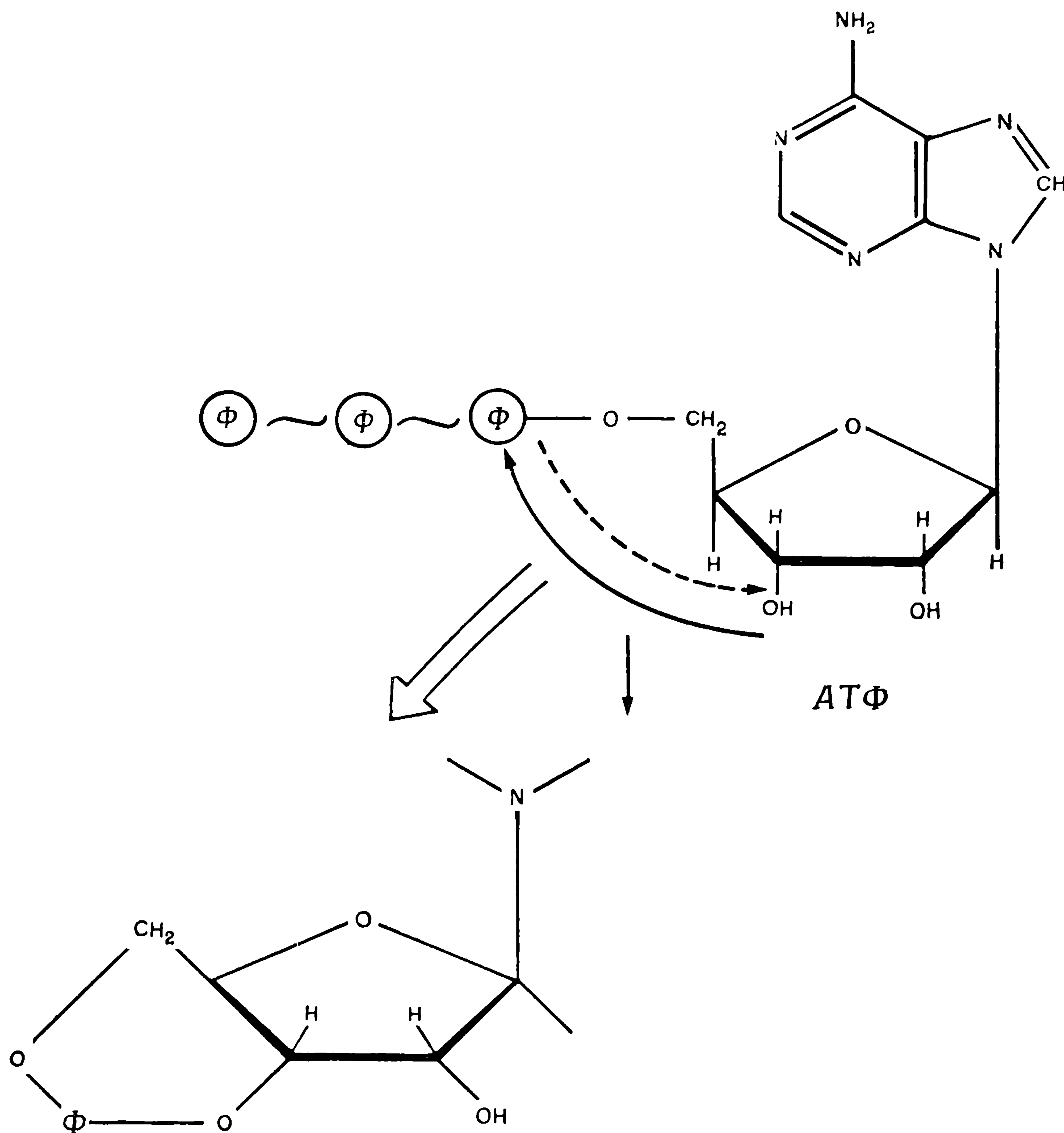


Рис. 81. Образование 3',5'-циклической адениловой кислоты из аденозинтрифосфата в ходе реакции, катализируемой аденилциклазой.

ные группы $\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{C} \\ \backslash \\ \text{OH} \end{array}$ или на амидные группы

$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{C} \\ \backslash \\ \text{NH}_2 \end{array}$. Катализаторами всех этих реакций

переноса служат ферменты, называемые *киназами*. Мы уже познакомились с гексокиназой, катализирующей перенос фосфата от АТФ на гидроксильную группу (ОН) у шестого углеродного атома глюкозы. Для большинства киназ донором фосфата служит АТФ. Однако в некоторых реакциях такую же роль могут играть уридинтрифосфат (УТФ), цитидинтрифосфат (ЦТФ) или гуанозинтрифосфат (ГТФ).

Реакция второго типа (б), состоящая в переносе *пирофосфатной* группы, встречается зна-

чительно реже, чем реакция первого типа. Примером такого рода переноса может служить реакция рибозо-5-фосфата с АТФ. Два концевых фосфата АТФ переносятся на рибозо-5-фосфат с образованием 5-фосфорибозил-1-пирофосфата (ФРПФ) и свободного АМФ. Молекула ФРПФ играет важную роль в синтезе пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов.

Реакция третьего типа (в) — перенос АМФ на другую молекулу с освобождением пирофосфата — довольно обычна. В результате этой реакции образуется соединение (R — АМФ), обладающее способностью к переносу групп (так называемое «активированное» соединение). Такого рода реакции происходят при активации аминокислот — для подготовки к синтезу белка, а также при активации жирных кислот — для подготовки к участию в метаболизме. В по-

следнем случае образуется комплекс жирная кислота $\sim$ АМФ, который вступает в реакцию с коферментом А, образуя свободный АМФ и комплекс жирная кислота $\sim$ кофермент А.

Любопытный пример переноса такого типа представляет синтез циклической адениловой кислоты, аденозин-3', 5'-монофосфата (рис. 81). Циклическая адениловая кислота находится сейчас в центре внимания исследователей ввиду ее роли в механизме действия различных гормонов. В процессе синтеза этой кислоты внутри молекулы АТФ происходит перенос АМФ на 3'-гидроксильную группу рибозы с выделением пирофосфата.

Реакция четвертого типа (г) — перенос аденозильной группы с образованием ортофосфата (Ф_H) и пирофосфата (ПФ_H) — происходит при взаимодействии АТФ с аминокислотой метионином. Продуктами этой реакции являются неорганический фосфат, пирофосфат и S-аденозилметионин (образующийся в результате присоединения аденозиновой группы к сере в молекуле метионина). Эта реакция приводит к активации метильной группы метионина, которая может быть перенесена от S-аденозилметионина на различные акцепторы.

61. СИНТЕЗ И РАСПАД ГЛИКОГЕНА

В общем реакции синтеза клеткой крупной молекулы из малых молекул отличаются от реакций распада крупной молекулы до низкомолекулярных продуктов. Обычно для осуществления всей цепи реакций, из которых складывается тот или иной синтетический процесс, необходимо участие на одном или нескольких его этапах макроэргических фосфатных групп АТФ. Однако при распаде крупной молекулы энергия обычно не выделяется в форме АТФ, а рассеивается в виде тепла. Такое разделение этих двух путей выгодно для клетки, так как дает ей возможность регулировать процессы синтеза и процессы распада (при помощи гормонов или других регуляторных механизмов) независимым образом.

Такого рода разделение путей синтеза и распада удобно проследить на примере гликогена. В животной клетке гликоген синтезируется из глюкозы в несколько этапов. Сначала глюкоза превращается в глюкозо-6-фосфат при участии фермента *гексокиназы* с использованием энергии и концевых фосфатов АТФ. На втором этапе глюкозо-6-фосфат превращается в глюкозо-1-фосфат при участии фермента *фосфоглюкомутазы* (рис. 82). Затем глюкозо-1-фосфат реагирует с уридинтрифосфатом (УТФ), образуя *уридиндифосфоглюкозу*. Это последнее соеди-

нение обладает настолько высокой способностью к переносу, что имеющийся в нем остаток глюкозы может быть присоединен к цепи молекул глюкозы; таким образом, цепь становится длиннее на один остаток глюкозы. Фермент, осуществляющий этот перенос, называется *гликогенсинтетазой*; по мере того как эта реакция переноса происходит вновь и вновь, цепь гликогена удлиняется.

Распад гликогена связан с иным процессом, называемым *фосфоролизом*, в ходе которого гликозидные связи разрываются в результате присоединения неорганической фосфорной кислоты (рис. 82). Этот процесс аналогичен гидролизу, при котором разрыв связей происходит в результате присоединения воды. При фосфоролизе гликогена концевой остаток глюкозы переносится на фосфорную кислоту, которая служит молекулой-акцептором; в результате образуется *глюкозо-1-фосфат*. Фермент, катализирующий эту реакцию, называется *фосфорилазой*. Продукт реакции фосфоролиза — фосфорилированная молекула сахара, готовая к превращениям либо по пути гликолиза, либо по пентозофосфатному пути. Следующий этап, общий для распада и для синтеза гликогена, состоит в превращении глюкозо-1-фосфата в глюкозо-6-фосфат; катализатором при этом служит *фосфоглюкомутаза*.

Фермент фосфорилаза, регулирующий распад гликогена, существует в двух формах: неактивной фосфорилазы *b* и высокоактивной фосфорилазы *a*. Превращение неактивной фосфорилазы *b* в активную фосфорилазу *a* происходит в результате реакции переноса фосфатной группы с АТФ на ОН-группу серина — одной из аминокислот в белковой цепи фермента. Для этой реакции переноса необходим еще один фермент — специфическая киназа, а также специфический кофактор — *циклическая адениловая кислота*. Подготовительным этапом при активации фосфорилазы является образование из АТФ циклической адениловой кислоты; эта реакция происходит при участии фермента *аденилциклазы*, связанной с мембранами клеток. Активность аденилциклазы стимулируется гормонами *адреналином* или *глюкагоном*. Благодаря этому сложному механизму оба гормона вызывают повышение содержания сахара в крови млекопитающих.

Поскольку синтез и распад гликогена катализируются разными ферментами, один из ферментов может отсутствовать в то время, когда другой функционирует. При одной из форм редко встречающегося наследственного заболевания человека, называемого *гликогенозом*, гликогенсинтезирующая система не нарушает-

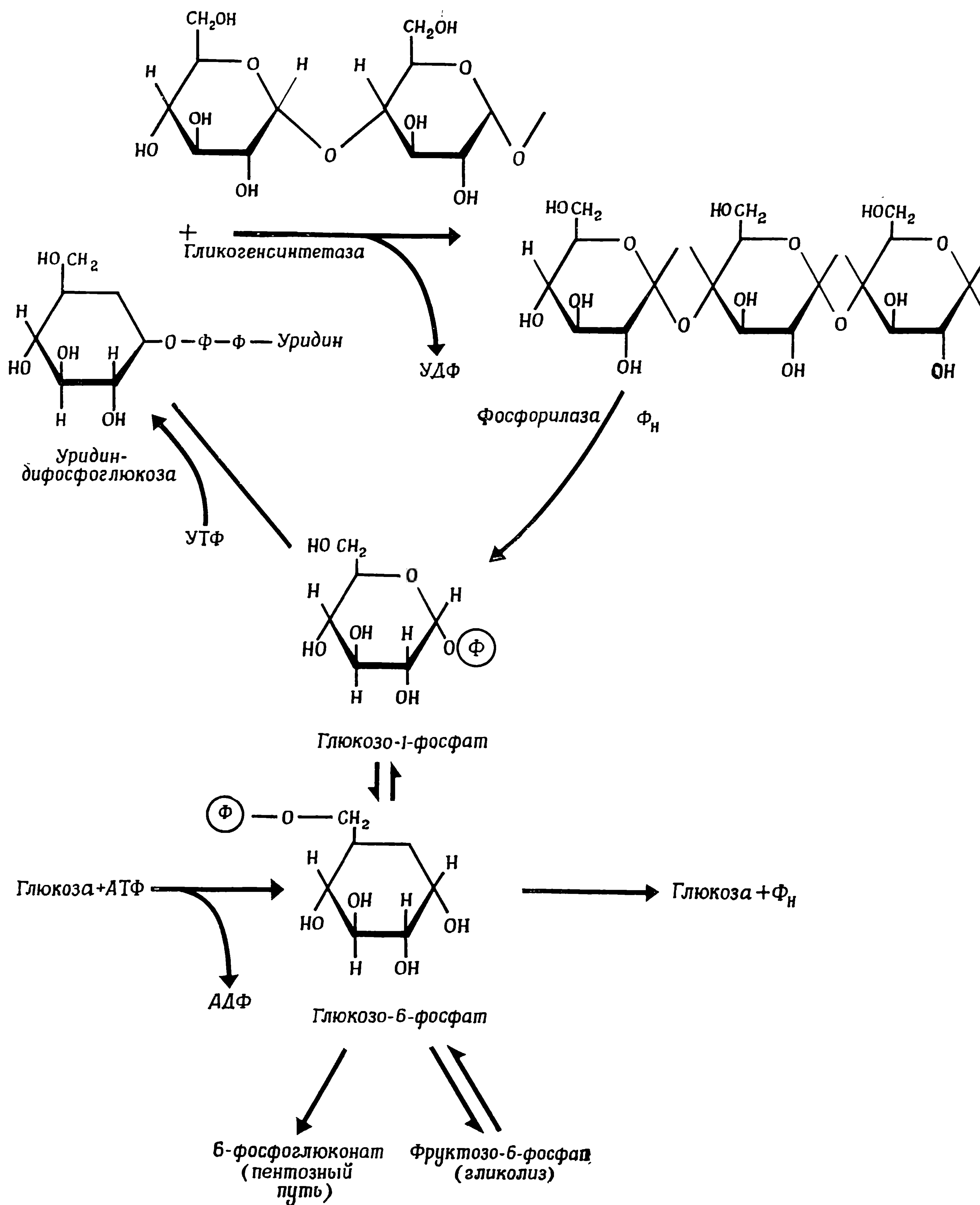


Рис. 82. Синтез и распад гликогена осуществляются различными путями.

В реакциях синтеза гликогена участвует уридинтрифосфат (УТФ); они приводят к образованию уридинди-фосфоглюкозы (УДФГ). Распад гликогена происходит при действии фосфорилазы, которая отщепляет остатки глюкозы в виде глюкозо-1-фосфата.

ся, но фосфорилаза, катализирующая распад гликогена, отсутствует. Это приводит к накоплению в печени огромного избытка гликогена.

62. ПОЭТАПНАЯ СБОРКА МОЛЕКУЛЫ

Образование больших молекул нуклеиновых кислот и белков из их составных частей происходит в результате непрерывного процесса сборки этих частей на *матрице*. Сборка таких молекул катализируется одной ферментной системой. Подробности этого процесса будут обсуждаться в гл. VII.

Множество других молекул синтезируется более трудоемким путем, шаг за шагом, в результате ряда последовательных ферментативных реакций. В качестве примера такой постепенной сборки молекулы рассмотрим синтез *пуринов* — процесс, изученный Дж. Бьюкененом и Р. Гринбергом (рис. 83). Пуриновое ядро состоит из 5 атомов углерода и 4 атомов азота, связанных в двойное кольцо. Пурины аденин и гуанин являются важными составными частями нуклеиновых кислот и ряда нуклеотидных коферментов. Было известно, что в выделениях человека и птиц пурины находятся в форме *мочевой кислоты*. Для изучения биосинтеза пуринов Бьюкенен добавлял в корм голубям различные вещества, меченные ^{13}C . Затем из мочи этих птиц он выделил мочевую кислоту и определил, какие атомы углерода в молекуле мочевой кислоты содержат ^{13}C . На основании этих исследований он пришел к выводу, что второй и восьмой атомы углерода произошли от муравьиной кислоты, шестой атом углерода образовался из углекислоты, тогда как четвертый и пятый углеродные атомы и седьмой атом азота поступили из аминокислоты глицина. Дальнейшие эксперименты с использованием очищенных ферментных систем позволили выяснить, какие именно реакции участвуют в каждом этапе синтеза пурина.

Синтез пуринового ядра начинается с реакции между фосфорибозил-пирофосфатом (разд. 60) и глутамином; в результате этой реакции образуется 5-фосфорибозиламин, а также глутамат и неорганический пирофосфат. Первым членом пуринового ядра становится азот амидной группы глутамина, который впоследствии оказывается девятым атомом азота в кольце. Второй этап состоит в присоединении к этому остову глицина: в результате реакции, требующей присутствия АТФ, образуется глицинамидриботид. На третьем этапе, катализируемом другим ферментом, этот глицинамидриботид взаимодействует с активной формой муравьиной кислоты (муравьиная кислота, связанная в виде

тетрагидрофолиевой кислоты), что приводит к введению в структуру углерода, который в итоге станет восьмым углеродным атомом пуринового кольца. Еще одна реакция с глутамином и АТФ заключается в переносе еще одного атома азота от глутамин и приводит к образованию 5-аминоимидазолриботида. В следующей реакции, приводящей к замыканию кольца, участвует фермент, для активности которого необходим АТФ. Таким образом формируется присоединенное к рибозофосфату пятичленное кольцо, содержащее три атома углерода и два атома азота. Далее происходит добавление двуокиси углерода, углерод которой становится в будущем шестым углеродным атомом законченного пуринового кольца. Следующая реакция, для которой необходим АТФ, состоит в переносе азота из аминокислоты аспарагиновой кислоты; этот азот становится затем первым атомом азота в кольце.

Перенос активной формиатной группы молекулы формил-тетрагидрофолиевой кислоты приводит к добавлению еще одного атома углерода, который становится вторым углеродным атомом. Наконец, последняя реакция состоит в отнятии молекулы воды и замыкании шестичленного кольца. Полученное таким образом соединение, названное *инозиновой кислотой*, содержит девятичленное пуриновое ядро (состоящее из шестичленного и пятичленного колец). Впервые инозиновая кислота была выделена из скелетной мышцы. В ходе дальнейших реакций инозиновая кислота превращается в адениловую и гуаниловую кислоты. Таким образом, процесс синтеза аденина или гуанина складывается из 12 или более различных ферментативных реакций, для осуществления которых необходимо затратить энергию в количестве, соответствующем примерно 5 молям АТФ на один моль пурина.

Синтез холестерина — процесс еще более длительный. Необходимо более двух десятков ферментов для сборки из отдельных двууглеродных молекул уксусной кислоты 27-углеродной молекулы холестерина, состоящей из 4 колец и хвоста. На основании приведенных примеров можно составить некоторое представление о сложности процессов синтеза биологических молекул, о числе необходимых для каждого из них ферментов и о потребности в постоянном притоке химической энергии в форме АТФ для поддержания непрерывности этих процессов. Человек, который в течение 24 ч в сутки лежит в постели и ничего не ест, должен, для того чтобы выжить, израсходовать около 1600 кал. Часть этой энергии необходима для обеспечения таких основных физиологических функций, как

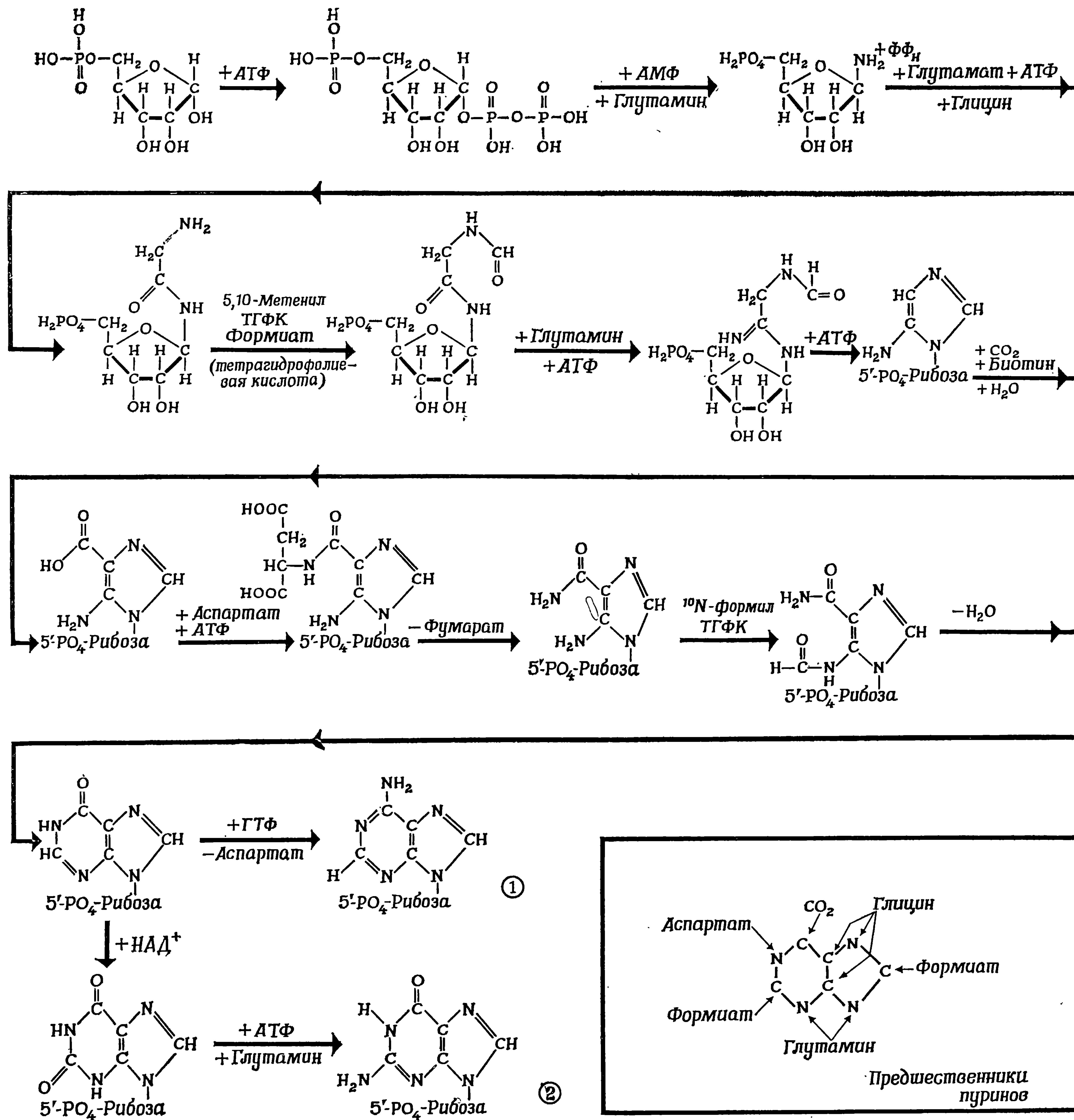


Рис. 83. Схема ферментативных реакций, приводящих к синтезу пуринового ядра.

Справа внизу изображено пуриновое ядро и указаны предшественники каждого из его атомов. Два основных пуриновых продукта — адениловая кислота (1) и гуаниловая кислота (2).

кровообращение и дыхание, но значительная ее доля расходуется на поддержание процессов биосинтеза, которые непрерывно идут и днем и ночью.

63. ДРУГИЕ БИОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Разные группы живых организмов (бактерии, животные и растения) способны синтезировать некоторые специфические вещества. Зеленые

растения в процессе фотосинтеза синтезируют из двуокиси углерода и воды различные углеводы. Кроме того, некоторые растения синтезируют разнообразные пигменты, ароматические соединения и определенные типы лекарственных веществ. Бактерии и плесневые грибы — наиболее изобретательные разносторонние химики среди живых организмов — могут продуцировать самые разнообразные соединения — от антибиотиков до смертельных ядов. Некоторые рыбы, например электрический угорь, могут вырабатывать электричество в количествах, вызывающих шок, а некоторые бактерии, плесневые грибы и животные могут генерировать свет за счет ферментативных процессов.

Среди светящихся организмов наибольшей известностью пользуются светляки, однако способностью испускать свет обладают также некоторые другие животные, бактерии и грибы. Светящиеся формы встречаются среди простейших, губок, кишечнополостных, гребневиков, немертин, кольчатых червей, ракообразных, многоножек, жуков, иглокожих, моллюсков, полухордовых, оболочников и рыб (рис. 84).

В процессе эволюции способность испускать свет возникала независимо несколько раз. Таким образом, единой эволюционной линии биолюминесцирующих форм, по-видимому, не существует. Иногда нелегко бывает установить, испускает ли свет данный организм как таковой. В ряде случаев оказалось, что свет испускает не исследуемый организм, а обитающие в нем бактерии. У некоторых редких рыб, обитающих в морях, омывающих острова Индонезии, имеются под глазами светящиеся органы, в которых живут люминесцирующие бактерии (рис. 85). Светящийся орган содержит особые

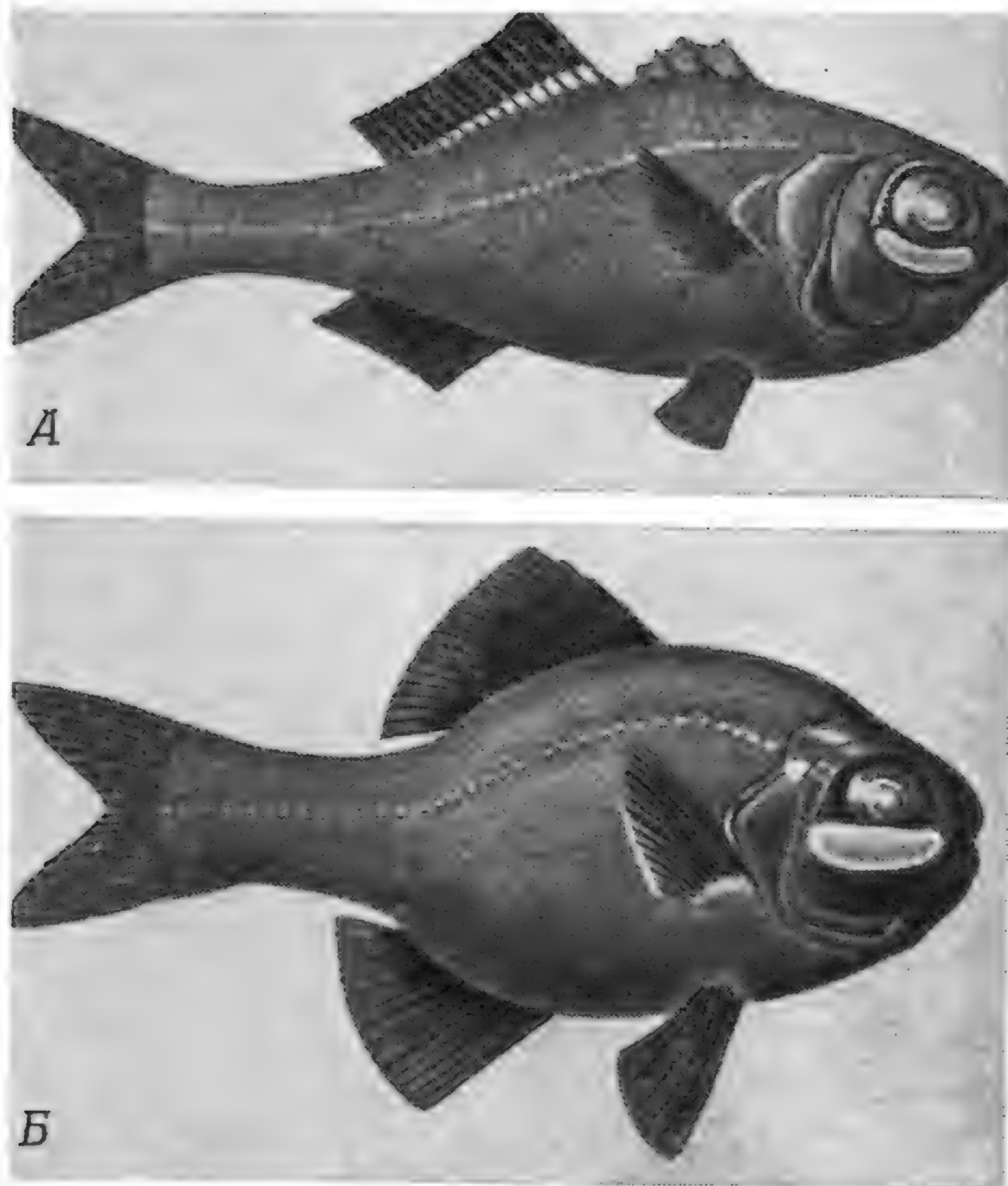


Рис. 85. Два вида светящихся рыб.

А. *Anomalops katoptron*. Б. *Photoblepharon palpebratus*. Светящиеся органы имеют форму полумесяцев; они расположены под самыми глазами и снабжены рефлекторами.

длинные цилиндрические клетки, оплетенные густой сетью кровеносных сосудов для снабжения бактерий достаточным количеством кислорода. Бактерии испускают свет непрерывно, однако у рыб имеется черная перепонка наподобие века; когда она растягивается и надвигается на светящийся орган, свет «выключается».



Рис. 84. Стая светящихся кальмаров *Watasenia scintillans*.

Никто не знает, как бактерии попадают в светящийся орган рыбы; тем не менее они каким-то образом появляются у каждой новой особи после выведения ее из икринки.

У некоторых видов креветок светящийся орган напоминает фонарь: он снабжен линзами, рефлекторами и светофильтрами.

Количество света, испускаемого некоторыми светящимися животными, поразительно велико. Многих светляков, если выразить силу их света в люменах на 1 см², можно сравнить с люминесцентными лампами. Различные животные испускают свет разных цветов — красный, зеленый, желтый, синий. Уругвайский *железнодорожный червь* (личинка одного жука) замечателен своей способностью испускать свет двух цветов: у него имеются зеленые «фонарики», тянущиеся двумя рядами, по одному ряду с каждой стороны, и пара красных фонарей, расположенных на переднем конце. Свет, испускаемый всеми этими организмами, принадлежит только к видимой области спектра; ультрафиолетовое и инфракрасное излучения совершенно отсутствуют. Биолуминесценцию иногда называют «холодным светом», так как при этом выделяется очень мало тепла.

Свечение связано с ферментативной реакцией, различающейся в деталях у разных видов. Бактерии и грибы в присутствии кислорода светятся непрерывно. Большинство животных дает вспышки света только при раздражении их светящихся органов. Два основных компонента испускающей свет системы получили названия *люциферина* (субстрат) и *люциферазы* (фермент), однако люциферин и люцифераза животных разных видов могут быть совершенно различны в химическом отношении. Были выделены и получены в кристаллическом виде люциферины ракообразного *Cypridina* и светляка *Photinus*. Оказалось, что они имеют совершенно различную химическую природу.

Реакция системы люциферин — люцифераза представляет собой особую форму окисления и может протекать только в присутствии кислорода, играющего роль акцептора электронов. Если экстрагировать из светляка люциферин и люциферазу, смешать их в пробирке, добавить к ним магний и аденозинтрифосфат, то

можно получить свечение. Энергию для этой реакции поставляет АТФ, и при определенных условиях количество излучаемого света пропорционально количеству имеющегося АТФ. Эту систему можно использовать для измерения содержания АТФ в тканевых экстрактах.

Реакция биолуминесценции у светляков начинается с взаимодействия между люциферазой (Е), восстановленной формой люциферина (LH₂) и АТФ. При этом образуется промежуточный комплекс фермент — люциферил — аденозинмонофосфат (АМФ) и освобождается неорганический пирофосфат (ПФ_н):



Аденозинмонофосфат соединен с карбоксильной группой люциферина. Затем в присутствии кислорода $E - LH_2 - AMF$ окисляется до $E - L - AMF$, т. е. до комплекса фермента с оксिलюциферином L и аденозинмонофосфатом (вещество, испускающее свет, следует, очевидно, обозначать сокращенно L — АМФ). Наконец, $E - L - AMF$ диссоциирует на свободную люциферазу, люциферин и АМФ. В этой последовательности реакций и происходит превращение химической энергии АТФ в световую энергию.

Известны две разновидности гриба *Ranista stipticus*: американская, которая светится, и европейская, несветящаяся. Скрещивание этих двух разновидностей показывает, что способность к свечению наследуется как доминантный признак, определяемый одним геном.

Адаптивное значение способности к свечению неясно. Быть может, у глубоководных морских животных, живущих в вечной темноте, светящиеся органы служат признаком, помогающим представителям данного вида опознавать друг друга, или признаком, привлекающим жертву, или же предостережением для хищников. Известно, что свет, испускаемый светляками, служит ориентиром при сближении особей разного пола в брачный период. Свечение бактерий и грибов, вероятно, не приносит никакой пользы, а представляет собой просто побочный продукт окислительного обмена, подобно тому как у других растений и животных побочным продуктом обмена является тепло.

КОНЦЕПЦИЯ ГЕНА, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД И СИНТЕЗ БЕЛКОВ

Начало современной генетике положило вторичное открытие законов Менделя в 1900 году. В последующий период генетики приложили много усилий, чтобы выяснить физическую структуру и химический состав единиц наследственности — генов — и раскрыть механизмы, с помощью которых гены передают наследственную информацию от клетки к клетке и управляют развитием и жизнедеятельностью организма. В первой половине XX века исследователи в полной мере оценили, сколь велика сложность молекулярного строения белков. В связи с этим почти у всех биохимиков создавалось представление, что такая сложная и высокоспецифичная функциональная единица, как ген, должна иметь белковую природу. Было, однако, очень трудно объяснить, каким образом гены — если это белковые молекулы — могут так точно удваиваться при каждом делении клетки.

64. «ЦЕНТРАЛЬНАЯ ДОГМА»

Более ста лет назад (в 1869 году) Фридрих Мишер, исследуя клетки гноя, выделил из ядер этих клеток новый тип химических соединений, которые он в совокупности назвал «нуклеином». Эти вещества, позднее получившие название *нуклеиновых кислот*, обладали кислотными свойствами, были необычайно богаты фосфором и содержали также углерод, кислород, водород и азот. Последующее изучение их показало, что существует два типа нуклеиновых кислот: *дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)*, которая содержится только в клеточном ядре, и *рибонуклеиновая кислота (РНК)*, содержащаяся как в ядре, так и в цитоплазме. ДНК состоит из четырех азотистых оснований — двух пуринов (*аденина* и *гуанина*) и двух пиримидинов (*цитозина* и *тимина*), пятиуглеродного сахара *дезоксирибозы* и остатков фосфорной кислоты (фосфата). Пуриновое или пиримидиновое основание присоединено к сахару гликозидной связью, а к фосфату — эфирной связью. Комплекс, состоящий из основания, сахара и фосфата, представляет собой основную структурную единицу нуклеиновой кис-

лоты, называемую *нуклеотидом*. Существует четыре вида нуклеотидов, каждый из которых содержит одно из четырех азотистых оснований — аденин, гуанин, цитозин или тимин. Вначале было сделано ошибочное заключение, что все ДНК, какому бы организму они ни принадлежали, содержат *равные* количества этих четырех нуклеотидов. Конечно, такие простые молекулы не могли бы служить основой биологической специфичности гена.

Современное представление о нуклеиновых кислотах (ДНК и РНК) как главных агентах, ответственных за передачу генетической информации, складывалось постепенно, и только в 1953 году Дж. Уотсон и Ф. Крик предложили модель строения молекулы ДНК, объясняющую, как эта молекула могла бы передавать информацию и воспроизводить саму себя. Эта модель послужила стимулом для огромного количества исследований и привела к формулировке «центрального постулата» современной молекулярной биологии, сущность которого можно изложить следующим образом (рис. 86). Гены состоят из ДНК и расположены в хромосомах. Каждый ген содержит информацию, закодированную в виде специфической последовательности пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов в молекуле ДНК. Единицей генетической информации служит так называемый *кодон* — группа из трех смежных нуклеотидов; каждый кодон определяет одну аминокислоту в полипептидной цепи. Таким образом, генетический код является *триплетным* кодом.

Молекула ДНК состоит из двух комплементарных полинуклеотидных цепей, которые обвивают друг друга, образуя двойную спираль, и удерживаются вместе водородными связями, соединяющими специфические пары пуриновых и пиримидиновых оснований. При удвоении (репликации) молекулы ДНК две ее цепи расходятся и каждая из них действует как матрица для построения новой, комплементарной по отношению к ней цепи. Таким образом, получаются две дочерние двойные спирали, каждая из которых состоит из одной старой и одной новой цепи.

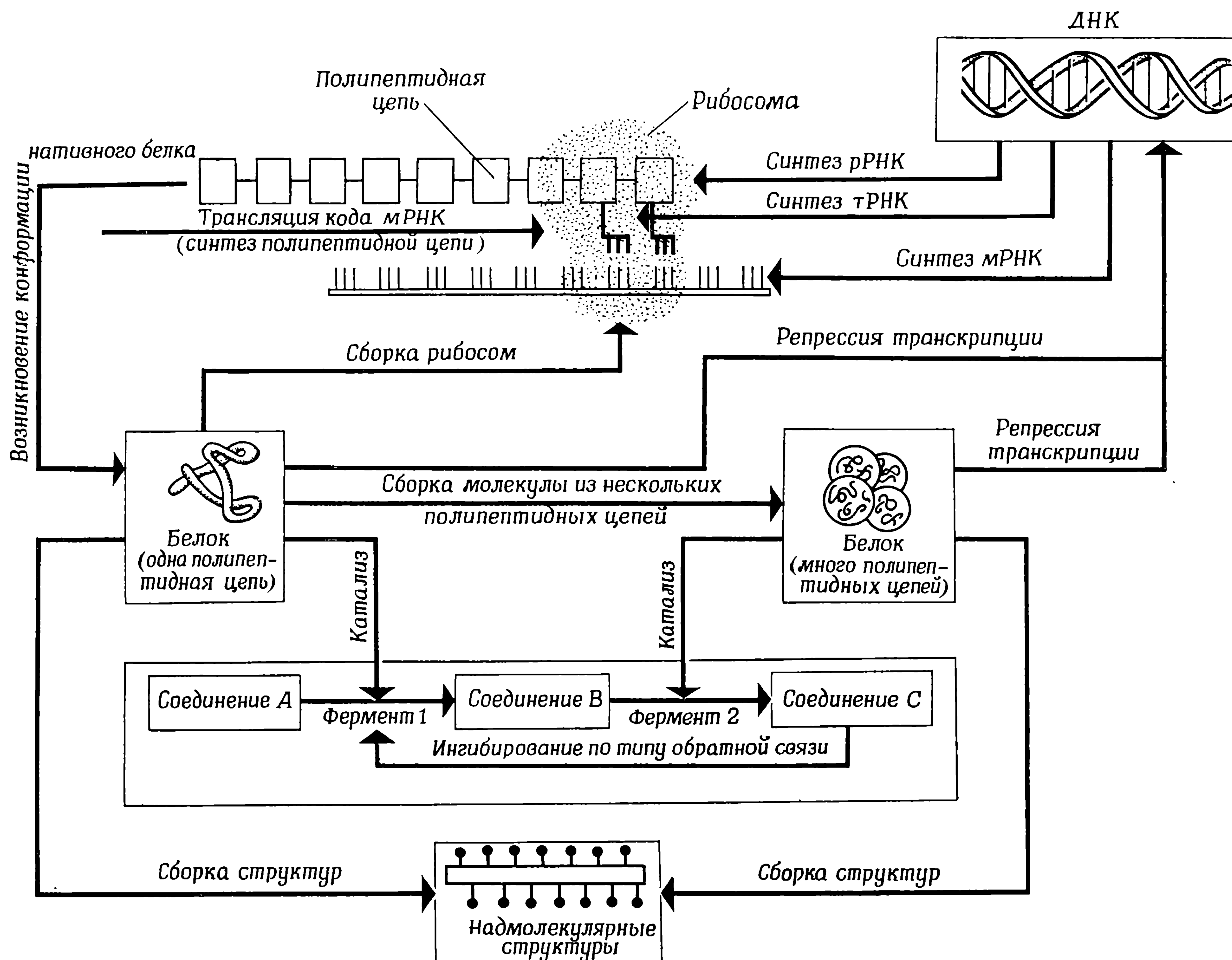


Рис. 86. Общая схема передачи генетической информации от ДНК через РНК к специфическим полипептидам (белкам).

Полипептидные цепи могут объединяться в более сложные белковые молекулы.

65. ДНК КАК ПЕРЕДАТЧИК ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

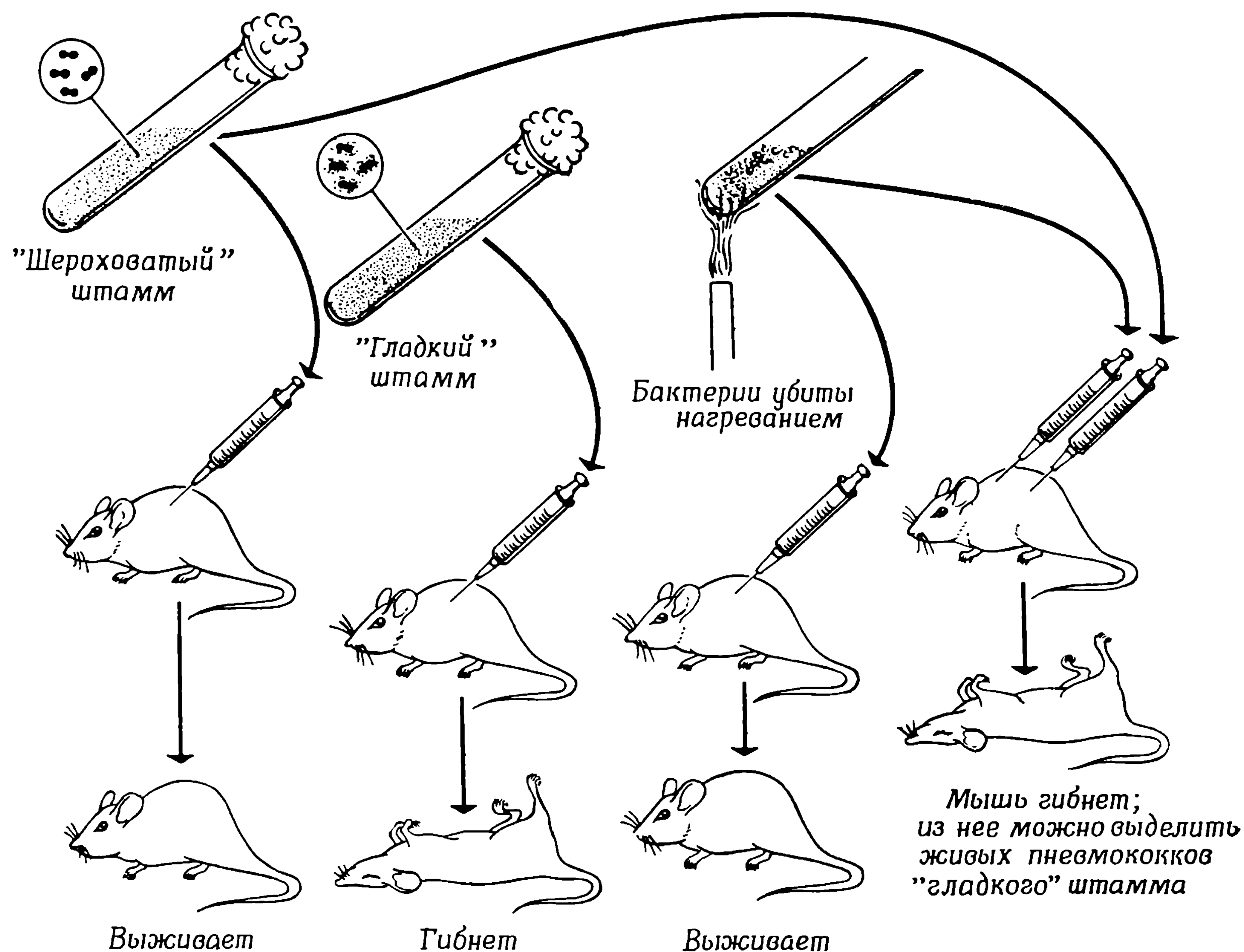
ДНК каждого гена имеет свою последовательность нуклеотидов, не повторяющуюся ни в каком другом гене. Закодированная таким способом информация «переписывается» (транскрибируется) с генной ДНК на молекулу так называемой *информационной РНК*, полинуклеотидная цепь которой комплементарна цепи генной ДНК. Информационная РНК синтезируется в ядре и переходит в цитоплазму, к рибосомам эндоплазматической сети; здесь ее молекулы связываются с 5—10 рибосомами, объединяя их в *полирибосомы*, и играют роль матриц для синтеза того или иного фермента или другого белка.

Для того чтобы аминокислоты могли участвовать в синтезе белка, они должны быть «активированы» аденозинтрифосфатом (АТФ), а затем присоединены к специфическим молекулам-акцепторам — *транспортным РНК*. У каждого вида транспортной РНК в определенном участке молекулы имеется особый триплет нуклеотидов, называемый *антикодоном*.

Комплексы аминокислот с транспортными РНК располагаются на цепи информационной РНК в порядке, определяемом комплементарностью между кодами информационной РНК и антикодонами транспортных РНК. Информация, первоначально закодированная в специфической последовательности нуклеотидов ДНК, подвергается *транскрипции* в специфическую

Рис. 87. Эксперименты Гриффитса, продемонстрировавшие передачу генетической информации от бактерий, убитых нагреванием, живым бактериям другого штамма.

Ни «шероховатые» пневмококки, ни убитые нагреванием «гладкие» пневмококки по отдельности не вызывают гибели мышей, но при введении их смеси мыши погибают и из них можно выделить живых пневмококков гладкого штамма.



последовательность нуклеотидов РНК, а затем — *трансляции*, т. е. перекодированию в определенную последовательность аминокислот в молекуле белка.

Рассмотрим некоторые из важнейших этапов развития этого представления. Прямые данные о способности ДНК передавать генетическую информацию впервые были получены в экспериментах с *трансформирующим фактором*, который был выделен из пневмококков и некоторых других бактерий. Эти эксперименты базировались на данных Гриффитса, который еще в 1928 году изучал два различных штамма пневмококков: вирулентный «гладкий» штамм с полисахаридной капсулой и авирулентный «шероховатый» штамм, клетки которого не имели капсулы. Когда он впрыскивал мышам неубитую культуру бактерий «шероховатого» типа, мыши оставались живыми. После впрыскивания живых бактерий «гладкого» штамма мыши погибали (рис. 87); однако они выживали после введения тех же бактерий, убитых нагреванием. В решающем эксперименте мышам вводили смесь живых «шероховатых» бактерий с убитыми «гладкими». Хотя ни те, ни другие бактерии по отдельности не причиняли мышам вреда, смесь их оказалась для мышей губительной. Из погибших мышей удалось выделить

живые бактериальные клетки гладкого штамма. На основании этих и других экспериментов Гриффитс заключил, что живые бактерии «шероховатого» штамма трансформировались в «гладкую» форму под действием какого-то материала из убитых клеток «гладкого» штамма. При выращивании в культуре трансформированные бактерии давали потомство «гладкой» формы. Возникло предположение, что какой-то материал из убитых клеток проникал в живые «шероховатые» бактерии и превращал их в «гладкие». Существует несколько типов пневмококков, и в дальнейших экспериментах Гриффитс установил, что после инъекции мышам «шероховатых» клеток типа II вместе с убитыми нагреванием «гладкими» клетками типа III животные гибнут. Из мертвых мышей он выделил живых вирулентных пневмококков «гладкой» формы (с капсулами), но оказалось, что они принадлежат к типу III, а не к типу II! Здесь опять-таки было ясно, что из убитых клеток типа III в живые клетки типа II переходил какой-то генетический материал, который и превращал их в тип III.

Были разработаны методы, позволявшие осуществлять трансформацию бактерий не в организме мыши, а в культурах на питательных средах. Теперь можно было, например, транс-

ТАБЛИЦА 4
Содержание дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) на одно ядро в тканях различных организмов

Вид	Содержание ДНК, мг·10 ⁻⁹						
	сперматозоиды	эритроциты	печень	сердце	почки	поджелудочная железа	селезенка
Шэд (сельдь)	0,91	1,97	2,01				
Карп	1,64	3,49	3,33				
Форель	2,67	5,79					
Жаба	3,70	7,33					
Лягушка		15,0	15,7				
Курица	1,26	2,49	2,66	2,45	2,20	2,61	2,55
Собака			5,5		5,3		
Крыса			9,47	6,50	6,74	7,33	6,55
Бык	3,42		7,05		6,63	7,15	7,26
Человек	3,25	7,30	10,36		8,6		

формировать в пробирке живые клетки «шероховатого» штамма в «гладкую» вирулентную форму с помощью жидкости, в которой был растворен материал убитых вирулентных клеток. Наконец, в 1944 году Эвери и его сотрудники четко доказали, что трансформирующий фактор представляет собой ДНК. Этот фактор утрачивал активность после обработки дезоксирибонуклеазой, но сохранял ее при воздействии протеолитическими ферментами, например трипсином или химотрипсином. Активный материал был выделен и очищен в достаточном количестве, и было показано, что он состоит из ДНК с высокой молекулярной массой.

В 1940-х годах было установлено, что во всех соматических клетках организма данного вида количество ДНК в расчете на одно ядро постоянно, а в половых клетках оно примерно вдвое меньше. В результате подсчетов клеток и химических анализов было показано, что если в соматических клетках содержится около $6 \cdot 10^{-9}$ мг ДНК на 1 ядро, то в яйцеклетках и сперматозоидах ее содержание составляет только $3 \cdot 10^{-9}$ мг (табл. 4).

В полиплоидных тканях, в которых клеточные ядра содержат более двух наборов хромосом, количество ДНК на 1 ядро оказалось соответственно кратным ее обычному количеству. Например, в клетках с 4 наборами хромосом (тетраплоидных клетках) содержание ДНК на 1 ядро составляет $12 \cdot 10^{-9}$. Исходя из содержания ДНК в одной клетке, можно приближенно вычислить, сколько в ней пар нуклеотидов, и таким образом оценить количество генетической информации, заключенной в клетке того или иного организма (табл. 5).

В различных клетках относительно постоянно только содержание ДНК и гистонов — белков, обладающих основными свойствами и по-

ложительным зарядом. Содержание других белков и РНК значительно варьирует от клетки к клетке. Постоянство содержания ДНК, так же как и числа генов, во всех соматических клетках и ее вдвое меньшее содержание в половых клетках служат веским доводом в пользу того, что ДНК составляет важную часть гена. Однако биохимики в большинстве своем игнорировали этот довод, так как были убеждены, что только белковые молекулы обладают достаточной сложностью, чтобы служить носителями генетической специфичности. Биологи настаивали, что генетическим материалом хромосом должен быть белок, хотя и было показано, что количество структурного белка в хромосомах непостоянно и зависит от активности клетки.

ТАБЛИЦА 5
Содержание ДНК в растительных и животных клетках и в вирусных частицах

	Содержание ДНК на 1 клетку, мг·10 ⁻⁹	Число пар нуклеотидов на 1 клетку
Млекопитающие	6	$5,5 \cdot 10^9$
Птицы	2	$2 \cdot 10^9$
Пресмыкающиеся	5	$4,5 \cdot 10^9$
Земноводные	7	$6,5 \cdot 10^9$
Рыбы	2	$2 \cdot 10^9$
Насекомые	0,17—12	$0,16 \cdot 10^9$
Ракообразные	3	$2,8 \cdot 10^9$
Моллюски	1,2	$1,1 \cdot 10^9$
Иглокожные	1,8	$1,7 \cdot 10^9$
Губки	0,1	$0,1 \cdot 10^9$
Высшие растения	2,5—40	$2,3 \cdot 10^9$
Грибы	0,02—0,17	$0,02 \cdot 10^9$
Водоросли	3	$2,8 \cdot 10^9$
Бактерии	0,002—0,06	$2 \cdot 10^6$
Бактериофаг T2	0,00024	$2,2 \cdot 10^5$
Бактериофаг λ	0,00008	$7 \cdot 10^4$
Вирус папилломы	—	$6 \cdot 10^3$

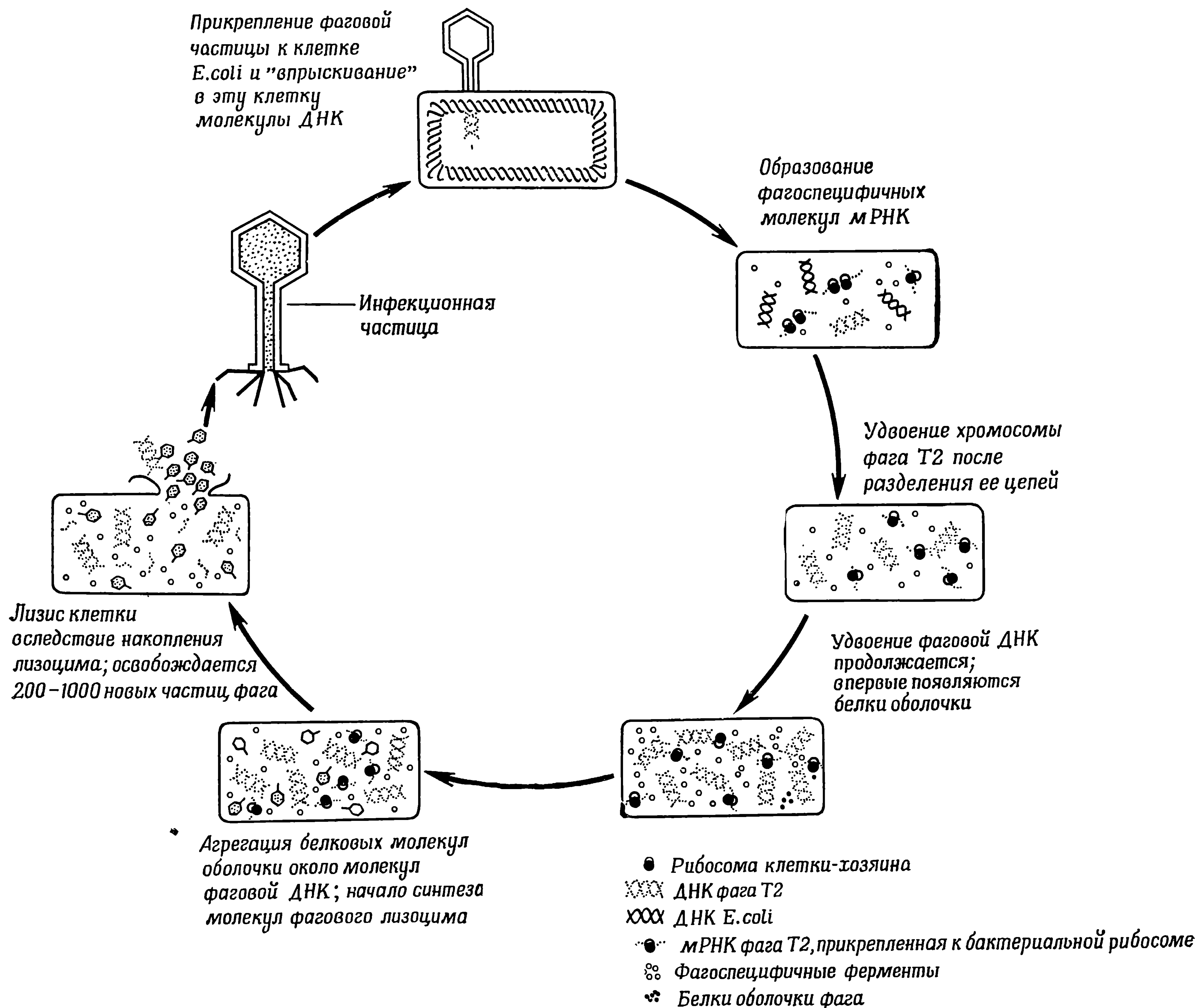


Рис. 88. События, происходящие после заражения бактериальной клетки частицей фага T2.

В клетку проникает только ДНК фага, но она содержит всю информацию, необходимую для синтеза новой ДНК и нового фазового белка.

Дальнейшие данные в пользу того, что носителем генетической информации служит ДНК, были получены в экспериментах с бактериями и инфицирующими их вирусами — *бактериофагами*. Бактериофаги — чрезвычайно мелкие организмы, видимые только в электронный микроскоп. Каждая частица фага напоминает по форме ракетку для пинг-понга; в ней можно различить *головку*, состоящую из ДНК и покрытую тонкой белковой оболочкой, и «отросток», состоящий из одной лишь оболочки. Репликацию вирусов бактерий исследовали Дельбрюк и Лурия. Если разрушить оболочки бак-

териальных клеток, зараженных частицами фага, и исследовать их содержимое в электронном микроскопе, то на ранних этапах инфекции в них не обнаруживается никаких следов бактериофага — от частиц, напоминающих ракетку для пинг-понга, ничего не остается. Позже начинают появляться зрелые частицы фага, а среди них можно видеть и неполные частицы (рис. 88). В процессе инфекции число фазовых частиц закономерно увеличивается, но не в геометрической, а в арифметической прогрессии. Число бактерий в культуре возрастает обычно в геометрической прогрессии (1, 2, 4, 8, 16, 32,

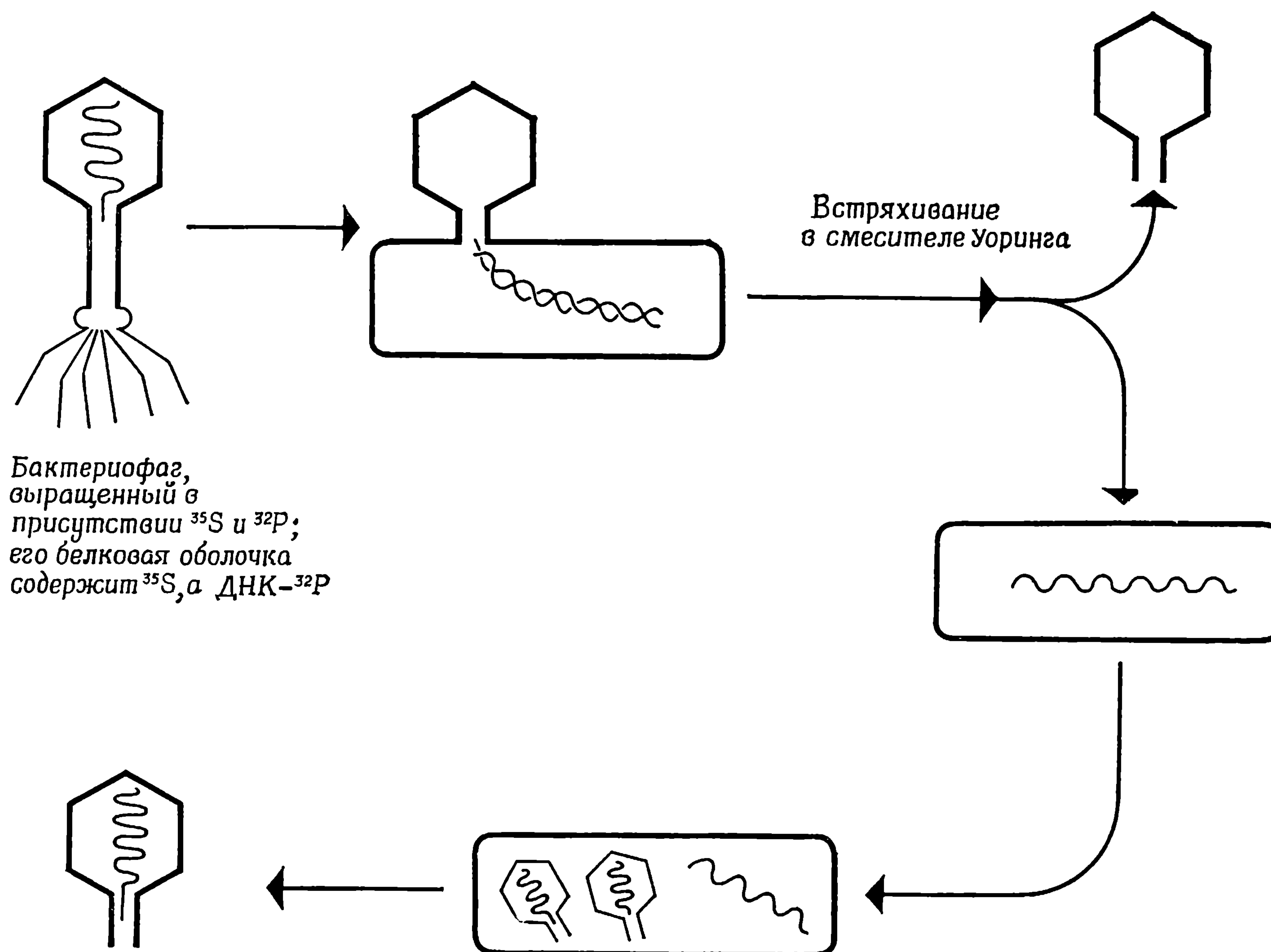


Рис. 89. Эксперимент Херши и Чейз, показавший, что в бактериальную клетку проникает только ДНК фага, а его белковая оболочка остается снаружи.

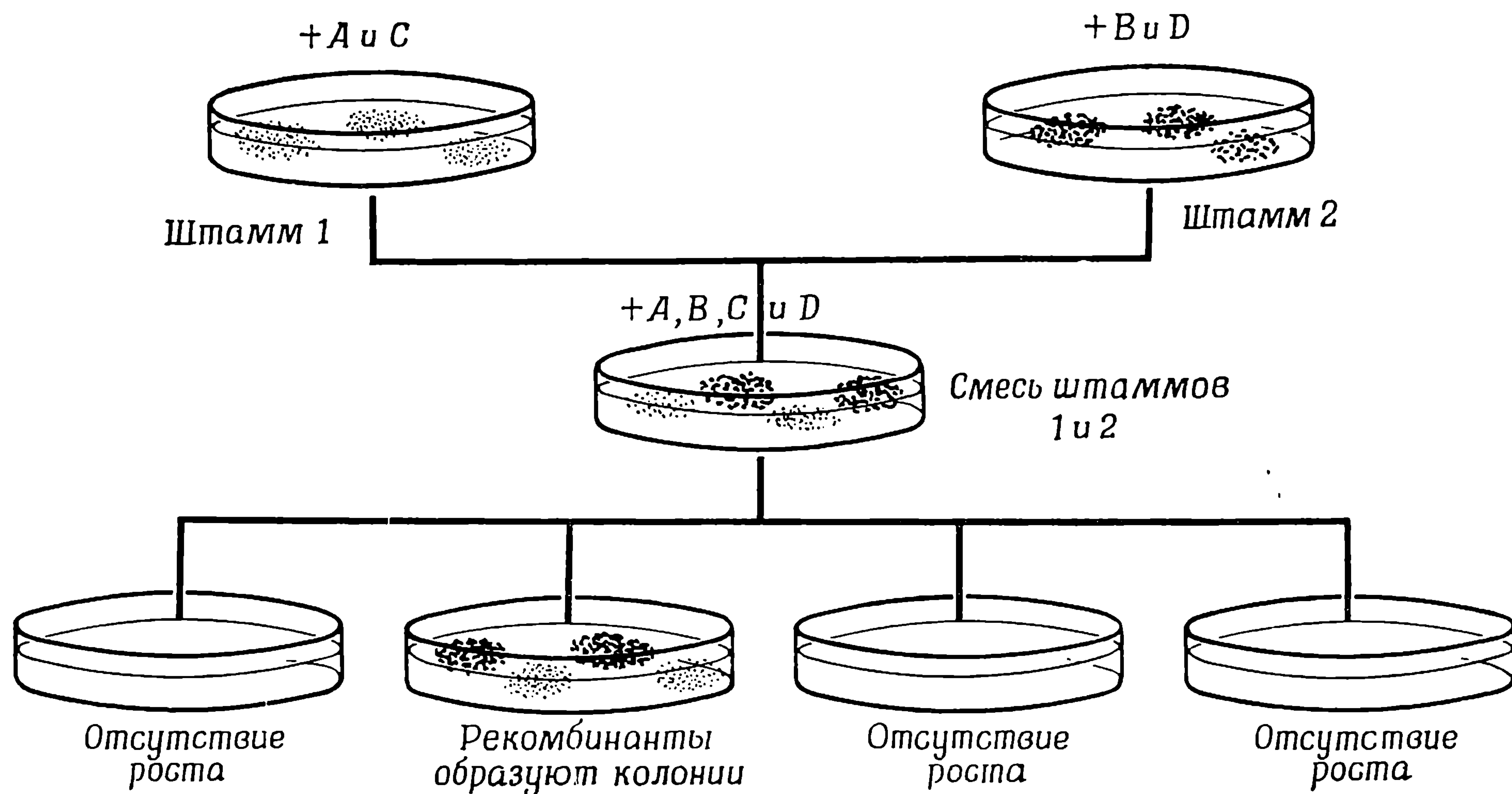
64 и т. д.), размножение же вирусов внутри клетки дает линейную зависимость (1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 и т. д.), как будто частицы их одна за другой сходят с конвейера. А. Херши и М. Чейз провели специальный эксперимент с целью выяснить, какие компоненты фага проникают в бактериальную клетку при ее заражении — ДНК, белок или оба эти вещества (рис. 89). Они воспользовались тем, что ДНК содержит фосфор, которого нет в белке фага, а белок содержит некоторое количество серы, которой нет в ДНК. Заражая фагом бактериальные клетки, растущие на среде с ^{32}P и ^{35}S , Херши и Чейз получили фаговые частицы, ДНК которых содержала ^{32}P , а белок — ^{35}S . Этими радиоактивными фаговыми частицами, выделенными в чистом виде, были заражены другие, нерадиоактивные бактерии. После того как произошло заражение клеток, избыток вирусных частиц удалили путем встряхивания бактериальных клеток в смесителе Уоринга, после чего клетки были разрушены и подвергнуты анализу. Остатки фага содержали ^{35}S , но в самих бактериальных клетках был обнаружен только радиоактивный фосфор, а радиоактивная сера отсутствовала или почти отсутствовала. Следовательно, в клетку проникает только ДНК фаговой частицы, тогда как белковая оболочка остается снаружи. Фаговая частица как бы «впрыскивает» в клетку свою

ДНК, и эта ДНК передает бактериальным клеткам генетическую информацию, заставляющую их продуцировать новые частицы фага. Иными словами, фаговая ДНК, введенная в бактериальную клетку, начинает каким-то образом управлять клеточными механизмами, которые обычно заняты синтезом материала для новых бактериальных клеток, и программирует вместо этого синтез нового фагового материала. Когда меченые фаговые частицы размножались в клетках и затем выходили из них, новое поколение частиц содержало ^{32}P , но ^{35}S в них не было.

О генетической роли ДНК говорили также данные иного рода, полученные в экспериментах Ледерберга и Татума с различными штаммами бактерий (рис. 90). Один штамм содержал ряд мутаций, обуславливающих утрату некоторых ферментов, необходимых для синтеза определенных веществ. Этот штамм выживал только в том случае, если в питательную среду добавляли вещества, которые он не мог синтезировать сам. Второй штамм, содержащий другие мутации, нуждался в других питательных веществах. Эти два штамма смешали и перенесли на среду, содержащую все вещества, необходимые тому и другому штамму. После того как бактерии некоторое время росли и размножались совместно, из культуры были взяты пробы потомства и перенесены на простую

Рис. 90. Схема эксперимента, доказавшего существование генетической рекомбинации у бактерий.

Бактерии штамма 1 нуждаются в добавлении к среде питательных веществ А и С, а бактерии штамма 2 — в добавлении веществ В и D. Смесь обоих штаммов может расти лишь на среде, содержащей все четыре вещества.



среду, не содержащую никаких добавок. Бóльшая часть бактерий не смогла выжить на этой среде, но несколько колоний все-таки образовалось. Последующий анализ показал, что выжившие бактерии, подобно клеткам так называемого «дикого типа» (исходного немутантного штамма), могли расти и размножаться неопределенно долгое время, не нуждаясь ни в каких добавочных питательных веществах.

Ледерберг и Татум высказали предположение, что произошла передача генетического материала (т. е. ДНК) от одного штамма другому, так что один получил от другого наследственную информацию, необходимую для синтеза недостающих ферментов. Этот процесс, вероятно, аналогичен передаче трансформирующего фактора от одной формы пневмококков другой. В то время это было необычным представлением, так как генетическая рекомбинация у бактерий считалась невозможной; однако позже выяснилось, что гипотеза Ледерберга и Татума верна. Электронно-микроскопическое исследование показало, что между двумя бактериальными клетками образуется цитоплазматический мостик (рис. 91). С помощью экспериментов было установлено, что количество ДНК, переданной по этому мостику, пропорционально тому количеству информации (измеренному по генетической карте), которое клетка-донор передает клетке-реципиенту. Обычно в другую клетку до разрыва мостика успевает перейти только часть ДНК клетки-донора. Для того чтобы все это выяснить, бактериальные клетки спустя различное время после образования цитоплазматического мостика помещали в смеситель Уоринга; при этом

через мостик успевало перейти различное количество ДНК. Пропорциональность между этим количеством ДНК и длиной передаваемого участка генетической карты показывает, что генетическая информация заключена в ДНК.

В некоторых случаях происходит пассивный перенос бактериальных генов из одной клетки в другую частицами бактериофага — так называемая *трансдукция*. Когда в бактерии-хозяине образуются фаговые частицы, они изредка захватывают небольшой фрагмент бактериальной хромосомы. Содержащая такой фрагмент частица впоследствии освобождается, прикрепляется к новой бактерии и вводит в нее этот фрагмент хромосомы своего прежнего хозяина вместе со своей собственной ДНК. Переданный фрагмент может вступить в кроссинговер с хромосомой нового хозяина, в которую таким образом будут включаться гены от штамма-донора. Так как при этом переносится только ДНК, то это еще раз подтверждает, что гены состоят из ДНК.

Уже давно известно, что нуклеиновые кислоты весьма интенсивно поглощают ультрафиолет, причем максимум поглощения приходится на волны длиной 260 нм. Известно также, что путем облучения организмов ультрафиолетом можно вызывать у них мутации. При этом мутагенное действие тоже достигает максимума при длине волны 260 нм. Сопоставляя число мутаций, приходящееся на единицу сообщенной энергии, с соответствующей длиной волны, определяют *спектр мутагенного действия* света. Очень близкое соответствие между этим спектром действия и спектром поглощения нуклеиновых кислот также указывает на то, что

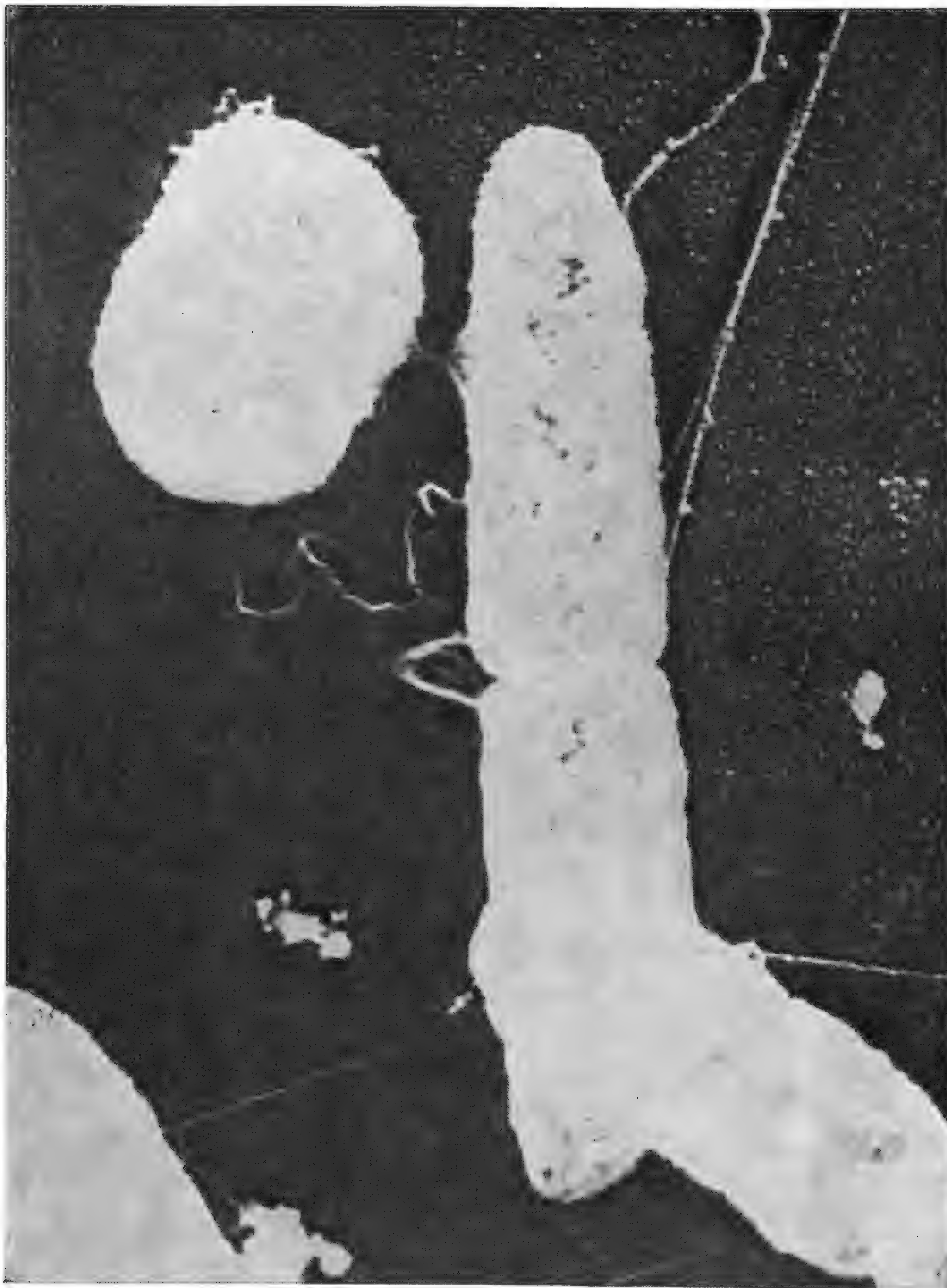


Рис. 91. Электронная микрофотография конъюгирующих клеток кишечной палочки ($\times 100\,000$).

Во время конъюгации происходит передача генетического материала по короткому цитоплазматическому мостику, образуемому между двумя клетками. Слева — клетка Hfr, которая служит донором ДНК.

гены состоят из нуклеиновой кислоты. Мутации возникают при поглощении этими кислотами энергии, которая вызывает в молекуле нуклеиновой кислоты какие-то изменения, приводящие к образованию мутантного гена.

Данные в пользу генетической роли нуклеиновых кислот были получены также на вирусах растений. С помощью очень тонких методов из частиц одного вируса были выделены нуклеиновая кислота и белок, которые сохранили при этом свои биологические свойства: будучи смешаны, белок и нуклеиновая кислота воссоединялись, снова образуя активные вирусные частицы. Когда «реконструированный» таким способом вирус наносили на лист растения, возникало специфическое заболевание, вызываемое данным вирусом. Затем выделили нуклеиновую кислоту из одного штамма вируса и смешали ее с белком другого штамма, так что получился своего рода «гибрид». Этот гибрид обладал серологическими свойствами штамма, служившего источником белка, но его вирусная активность соответствовала штамму, из которого была получена нуклеиновая кислота: реконструированный вирус вызывал заболевание, характерное именно для этого штамма. Позднее было установлено, что изолированная нуклеиновая кислота даже без добавления белка обладает некоторой вирусной активностью, хотя и несколько меньшей, чем при стабилизации ее молекул белком.

66. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ДНК

В результате первоначальных анализов сложилось представление, что ДНК любого происхождения содержит все четыре нуклеотида в равных молярных количествах. Однако в 1940-х годах Э. Чаргафф и его сотрудники в результате анализа ДНК, выделенных из разнообразных организмов, ясно показали, что азотистые основания содержатся в них в различных количественных соотношениях. Чаргафф нашел, что, хотя эти соотношения одинаковы для ДНК из всех клеток одного и того же вида организмов, ДНК от разных видов могут заметно различаться по содержанию тех или иных нуклеотидов. Это наводило на мысль, что различия в соотношении азотистых оснований, возможно, связаны с каким-то биологическим кодом. Хотя соотношение отдельных пуриновых и пиримидиновых оснований в различных образцах ДНК оказалось неодинаковым, при сравнении результатов анализов выявилась определенная закономерность (табл. 6): во всех образцах общее количество пуринов было равно общему количеству пиримидинов

($A + G = T + C$), количество аденина — количеству тимина ($A = T$), а количество гуанина — количеству цитозина ($G = C$). ДНК, выделенная из клеток млекопитающих, была в целом богаче аденином и тиминном и относительно беднее гуанином и цитозином, тогда как у бактерий ДНК была богаче гуанином и цитозином и относительно беднее аденином и тиминном. Эти данные составили важную часть фактического материала, на основе которого позднее была построена модель структуры ДНК Уотсона — Крика.

ТАБЛИЦА 6
Относительное содержание пуриновых и пиримидиновых оснований в образцах ДНК

Источник ДНК	Аденин	Гуанин	Цитозин	Тимин
Зобная железа быка	29,0	21,2	21,2	28,5
Печень быка	28,8	21,0	21,1	29,0
Сперма быка	28,7	22,2	22,2	27,2
Зобная железа человека	30,9	19,9	19,8	29,4
Печень человека	30,3	19,5	19,9	30,3
Сперма человека	30,9	19,1	18,4	31,6
Эритроциты курицы	28,8	20,5	21,5	29,2
Сперма сельди	27,8	22,2	22,6	27,5
Зародыш пшеницы	26,5	23,5	23,0	27,0
Дрожжи	31,7	18,3	17,4	32,6
Вирус осповакцины	29,5	20,6	20,0	29,9
Бактериофаг T2	32,5	18,2	16,7	32,6

Еще одним важным косвенным указанием на возможную структуру ДНК послужили данные Л. Полинга о строении белковых молекул. Полинг показал, что возможно несколько различных устойчивых конфигураций аминокислотной цепи в белковой молекуле. Одна из распространенных конфигураций пептидной цепи — α -спираль — представляет собой правильную винтообразную структуру. При такой структуре возможно образование водородных связей между аминокислотами, находящимися на смежных витках цепи. Полинг описал α -спиральную конфигурацию полипептидной цепи в 1950 году и высказал предположение, что и молекулы ДНК, вероятно, имеют спиральную структуру, закрепленную водородными связями.

Однако наиболее ценные сведения о строении молекулы ДНК дали результаты рентгеноструктурного анализа. Рентгеновские лучи, проходя сквозь кристалл ДНК, претерпевают дифракцию, т. е. отклоняются в определенных направлениях. Степень и характер отклонения лучей зависят от структуры самих молекул. Дифракционная рентгенограмма (рис. 92), совершенно непонятная непосвященному, дает опытному глазу ряд косвенных указаний отно-

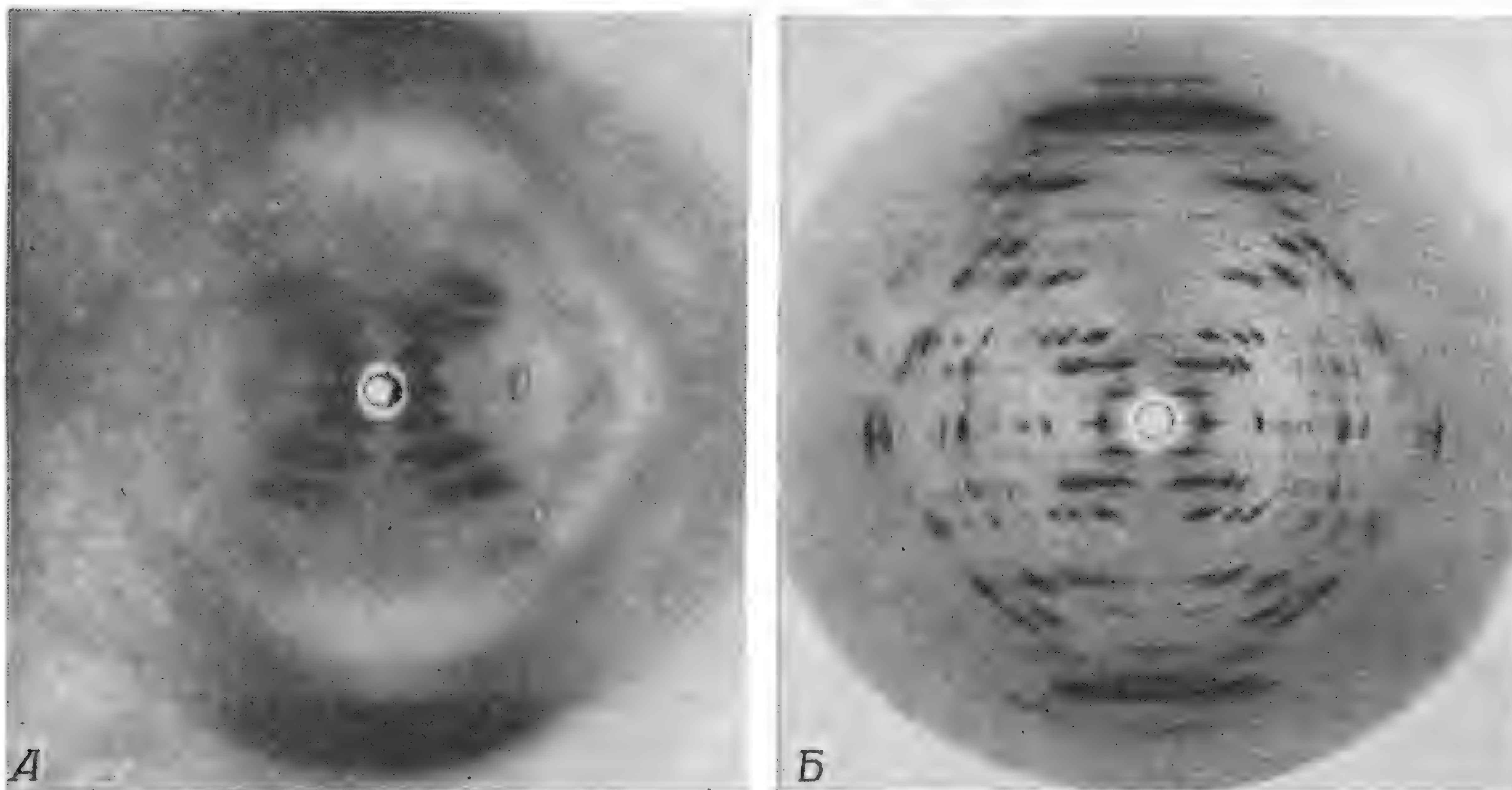


Рис. 92. Дифракционные рентгенограммы гидратированных нитей ДНК, образующих так называемую В-конфигурацию.

А. Дифракция рентгеновских лучей на натриевой соли ДНК. Б. Дифракция на литиевой соли ДНК. Х-образная фигура из темных пятнышек (так называемых рефлексов) говорит о спиральной структуре молекулы. Продолговатые горизонтальные рефлексy сверху и внизу указывают на то, что пуриновые и пиримидиновые основания расположены под прямым углом к оси молекулы на расстоянии 0,34 нм друг от друга.

сительно строения молекул исследуемого вещества. Анализ дифракционных рентгенограмм ДНК привел к заключению, что азотистые основания (имеющие плоскую форму) уложены наподобие стопки тарелок. Рентгенограммы позволили выявить в структуре кристаллической ДНК три главных периода: 0,34, 2 и 3,4 нм.

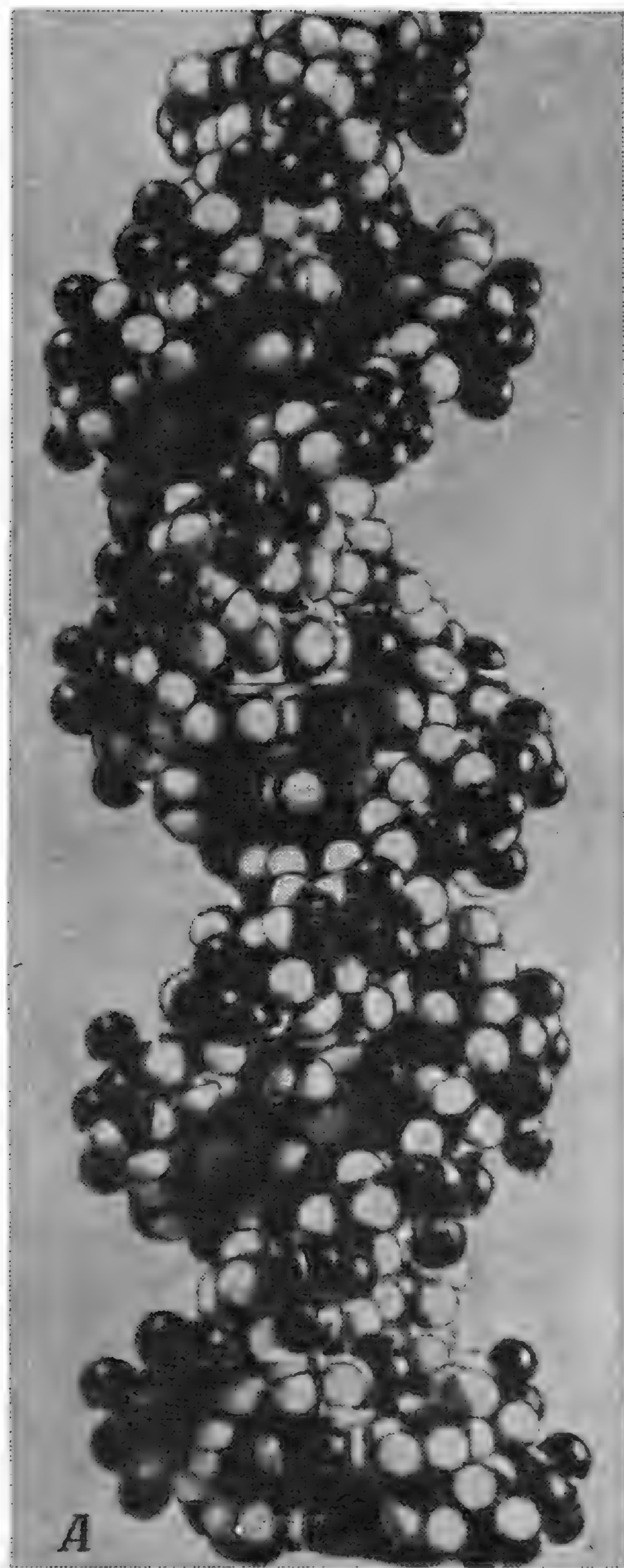
67. МОДЕЛЬ ДНК, ПРЕДЛОЖЕННАЯ УОТСОНОМ И КРИКОМ

Исходя из аналитических данных Чаргаффа и рентгенограмм, полученных Уилкинсом, Уотсон и Крик в 1953 году предложили модель строения молекулы ДНК (рис. 93), позволяющую дать химическое объяснение многим биологическим свойствам этого вещества. Исследования Полинга и других химиков дали много сведений о точных расстояниях между атомами в молекуле, об углах между связями данного атома и о величине атомов. Используя эти сведения, Уотсон и Крик начали строить физические модели отдельных составных частей молекулы ДНК в определенном масштабе и «подгонять» их друг к другу с таким расчетом, чтобы полученная система соответствовала различ-

ным экспериментальным данным. Еще раньше было известно, что в цепи ДНК соседние нуклеотиды соединены фосфодиэфирными мостиками, связывающими 5'-углеродный атом дезоксирибозы одного нуклеотида с 3'-углеродным атомом дезоксирибозы следующего нуклеотида. Уотсон и Крик не сомневались в том, что период 0,34 нм соответствует расстоянию между последовательными нуклеотидами в цепи ДНК. Далее, можно было предполагать, что период 2 нм соответствует толщине цепи. А для того чтобы объяснить, какой реальной структуре соответствует период 3,4 нм, Уотсон и Крик, так же как ранее Полинг, предположили, что цепь закручена в виде *спирали* (или, точнее, образует *винтовую линию*, так как спираль в строгом смысле этого слова получается тогда, когда витки образуют в пространстве коническую, а не цилиндрическую поверхность). Тогда период 3,4 нм будет соответствовать расстоянию между последовательными витками этой спирали. Такая спираль может быть очень плотной или же несколько растянутой, т. е. витки ее могут быть пологими или крутыми. Поскольку период 3,4 нм ровно в 10 раз больше расстояния между последовательными нуклеотидами (0,34 нм), ясно, что каждый полный

Рис. 93. Фотография модели молекулы ДНК (А) и схема ее двухцепочечной спиральной структуры (Б).

Стрелками показано, что цепи, образующие двойную спираль, идут в противоположных направлениях.



виток спирали содержит 10 нуклеотидов. По этим данным Уотсон и Крик смогли вычислить плотность полинуклеотидной цепи, закрученной в спираль диаметром 2 нм, с расстоянием между витками, равным 3,4 нм. Оказалось, что у такой цепи плотность была бы вдвое меньше фактической плотности ДНК, которая была уже известна. Пришлось предположить, что молекула ДНК состоит из двух цепей — что это *двойная спираль* из нуклеотидов.

Следующей задачей было, конечно, выяснение пространственных отношений между обеими цепями, образующими двойную спираль. Испробовав на своей физической модели ряд вариантов расположения цепей, Уотсон и Крик нашли, что всем имеющимся данным лучше всего соответствует такой вариант, в котором две полинуклеотидные спирали идут в противо-

положных направлениях (рис. 94); при этом цепи, состоящие из остатков сахара и фосфата, образуют поверхность двойной спирали, а пурины и пиримидины располагаются внутри. Расположенные друг против друга основания, принадлежащие двум цепям, попарно соединены *водородными связями*; именно эти водородные связи и удерживают цепи вместе, фиксируя таким образом общую конфигурацию молекулы.

Двойную спираль ДНК можно представить себе в виде винтообразно закрученной веревочной лестницы, так чтобы перекладины ее оставались в горизонтальном положении. Тогда две продольные веревки будут соответствовать цепям из остатков сахара и фосфата, а перекладины — парам азотистых оснований, соединенных водородными связями.

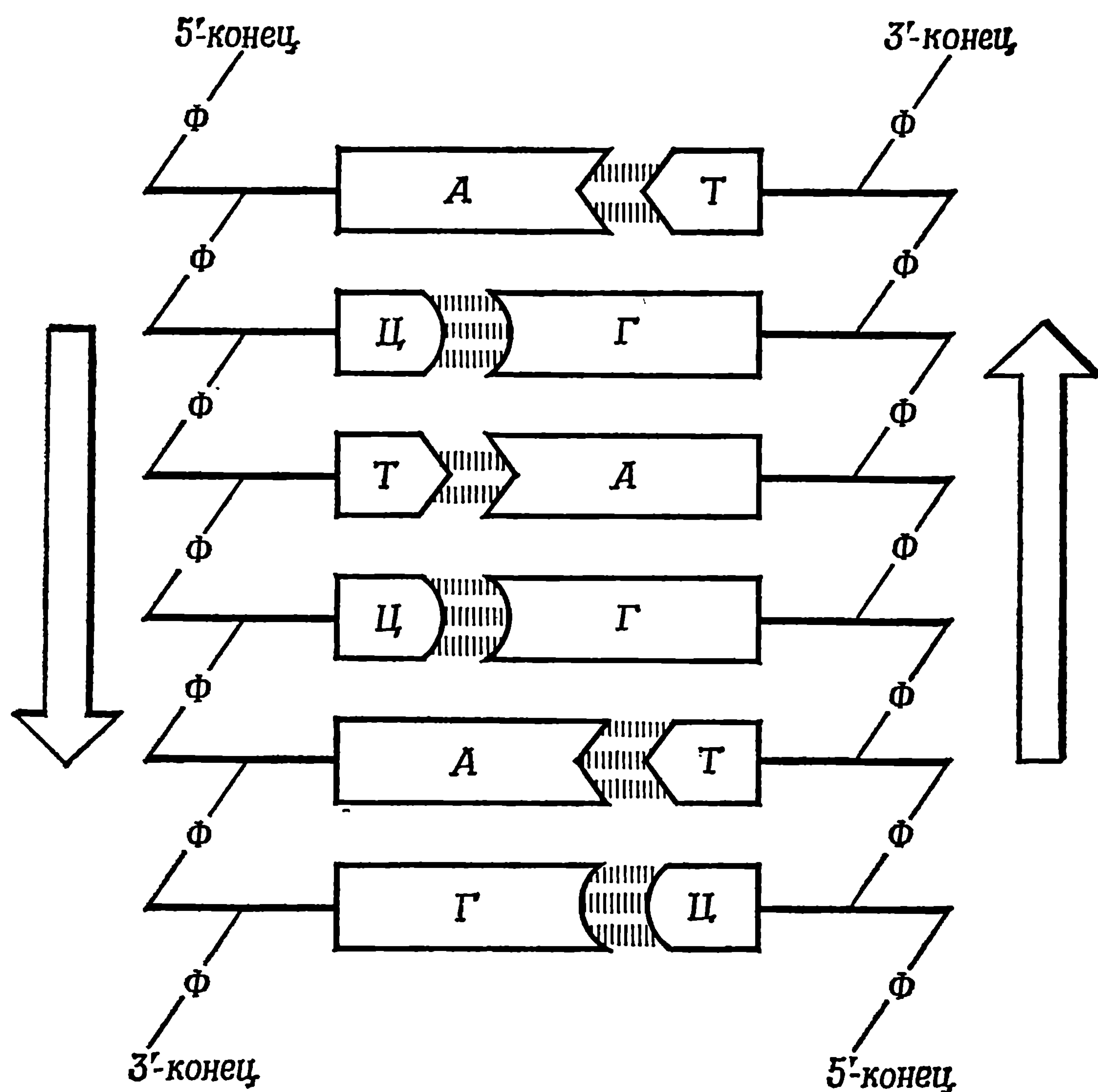


Рис. 94. Схема участка молекулы ДНК.

Показаны две полинуклеотидные цепи, соединенные водородными связями. В действительности цепи не расположены в одной плоскости (как на схеме), а винтообразно закручены одна вокруг другой (см. рис. 93). Две цепи идут в противоположных направлениях, как указывают стрелки.

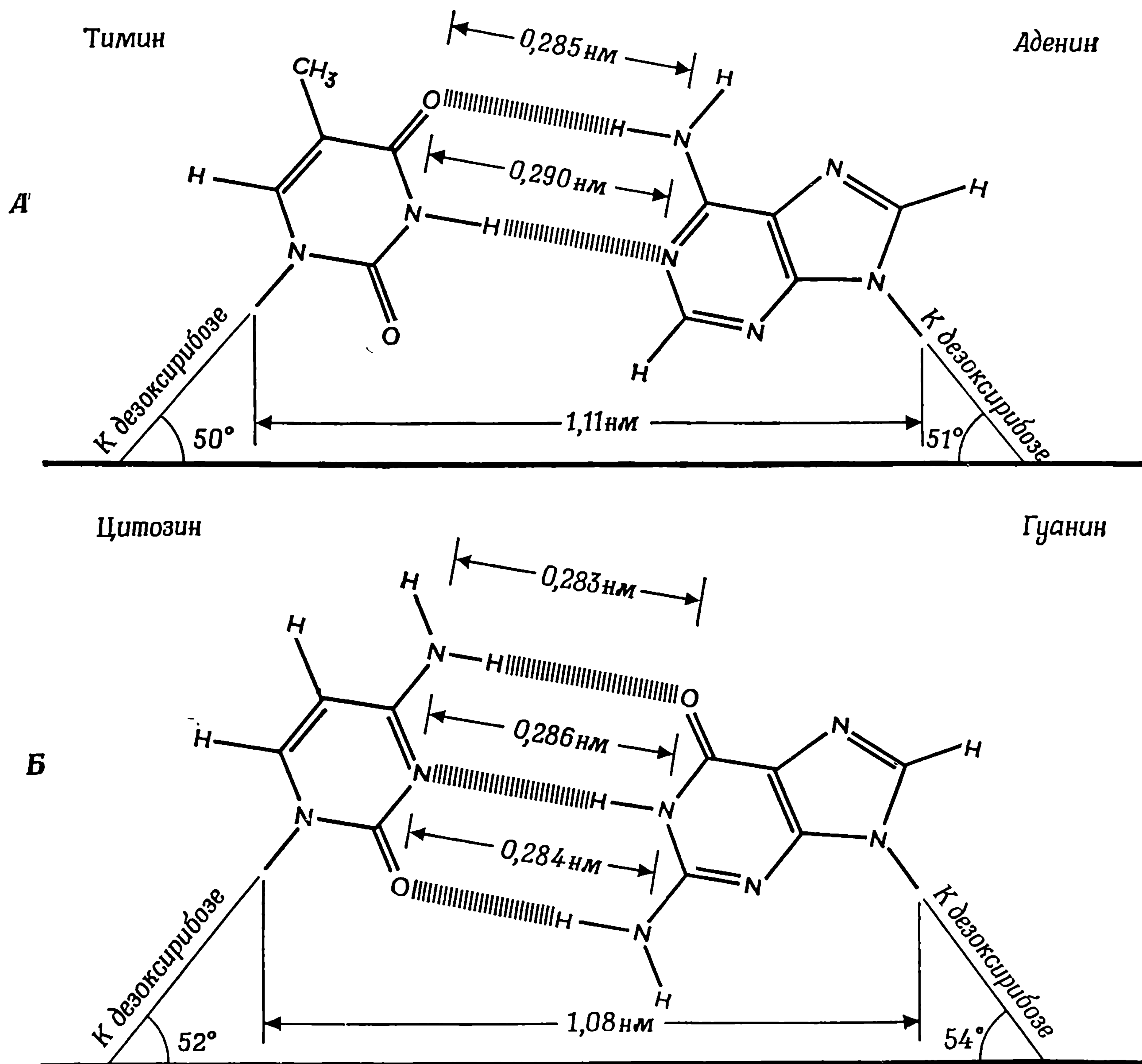
В результате дальнейшего изучения возможных моделей Уотсон и Крик пришли к выводу, что каждая «перекладина» должна состоять из одного пурина и одного пиримидина; при периоде 2 нм (что соответствует диаметру двойной спирали) для двух пуринов не хватило бы места, а два пиримидина не могли бы при этом располагаться достаточно близко друг к другу, чтобы образовать надлежащие водородные связи. Углубленное исследование детальной модели показало, что аденин и цитозин, составляя подходящую по размерам комбинацию, все же не могли бы располагаться таким образом, чтобы между ними образовались водородные связи. Аналогичные сообщения заставили исключить также комбинацию гуанин — тимин, тогда как сочетания аденин — тимин и гуанин — цитозин оказались вполне приемлемыми. Природа водородных связей такова, что аденин образует пару с тимином, а гуанин — с цитозином. Это представление о специфическом спаривании оснований позволяло объяснить «правило Чаргаффа», согласно которому в любой молекуле ДНК количество аденина всегда равно содержанию тимина, а количество гуанина — количеству цитозина. Между аденином и тимином образуются две водородные связи, а между гуанином и цитозином — три (рис. 95). Благодаря

этой специфичности в образовании водородных связей против каждого аденина в одной цепи в другой оказывается тимин; точно так же против каждого гуанина может находиться только цитозин. Таким образом, цепи *комплементарны* друг другу, т. е. последовательность нуклеотидов в одной цепи однозначно определяет их последовательность в другой. Две цепи идут в противоположных направлениях, и их концевые фосфатные группы находятся на противоположных концах двойной спирали.

Главные отличительные особенности генетического материала состоят в том, что он служит носителем информации и способен к самовоспроизведению. Модель Уотсона — Крика объясняет, каким образом молекула ДНК может выполнять обе эти функции. При репликации (самоудвоении) молекулы ДНК две ее цепи отделяются друг от друга и около каждой из них образуется новая цепь, комплементарная старой. Так возникают две новые цепи (рис. 96). При построении новой цепи нуклеотиды располагаются в ней совершенно определенным образом, так как пурины и пиримидины исходной цепи образуют водородные связи с комплементарными им пиримидинами или пуринами нуклеотидов, находящихся в форме трифосфа-

Рис. 95. Схема водородных связей между основаниями, образующими пары аденин — тимин (А) и гуанин — цитозин (Б) в ДНК.

В паре А — Т имеются две, а в паре Г — Ц три водородные связи.



тов в окружающей среде, и тем самым выстраивают их в комплементарной старой цепи последовательности. Между соседними нуклеотидами в результате реакции, катализируемой *ДНК-полимеразой*, образуются фосфорноэфирные связи и таким образом возникает новая полинуклеотидная цепь. Затем эта новая и исходная цепи закручиваются одна вокруг другой, образуя новую молекулу ДНК. Короче говоря, каждая из цепей исходной молекулы служит матрицей, или «шаблоном», для синтеза новой цепи, которая и становится ее партнером. В итоге получаются две полные двухцепочечные молекулы, идентичные исходной молекуле.

Вторая важнейшая функция ДНК состоит в том, что ее молекула, помимо собственной репликации, должна еще в определенное время между клеточными делениями обеспечить транскрипцию той информации, которая заключена в специфической последовательности ее нуклеотидов. Затем продукт этого процесса транскрипции — информационная РНК — сое-

диняется с рибосомами для осуществления синтеза определенного фермента или иного специфического белка. Теперь мы можем наглядно представить себе, каким образом каждый ген вызывает синтез определенного фермента. К этому вопросу мы вернемся в одном из последующих разделов.

68. СИНТЕЗ (РЕПЛИКАЦИЯ) ДНК

В первые же годы после того, как Уотсон и Крик предложили свою модель, появились новые подтверждающие ее экспериментальные данные. В 1957 году А. Корнберг и его сотрудники выделили из бактерий фермент ДНК-полимеразу, катализирующий синтез ДНК из трифосфатов всех четырех дезоксирибонуклеозидов (сокращенно дАТФ, дГТФ, дЦТФ и дТТФ). Для этого синтеза нужны также ионы магния (Mg^{2+}) и небольшие количества высокомолекулярной ДНК, которая служит «затравкой», или матрицей. В результате реакции обра-

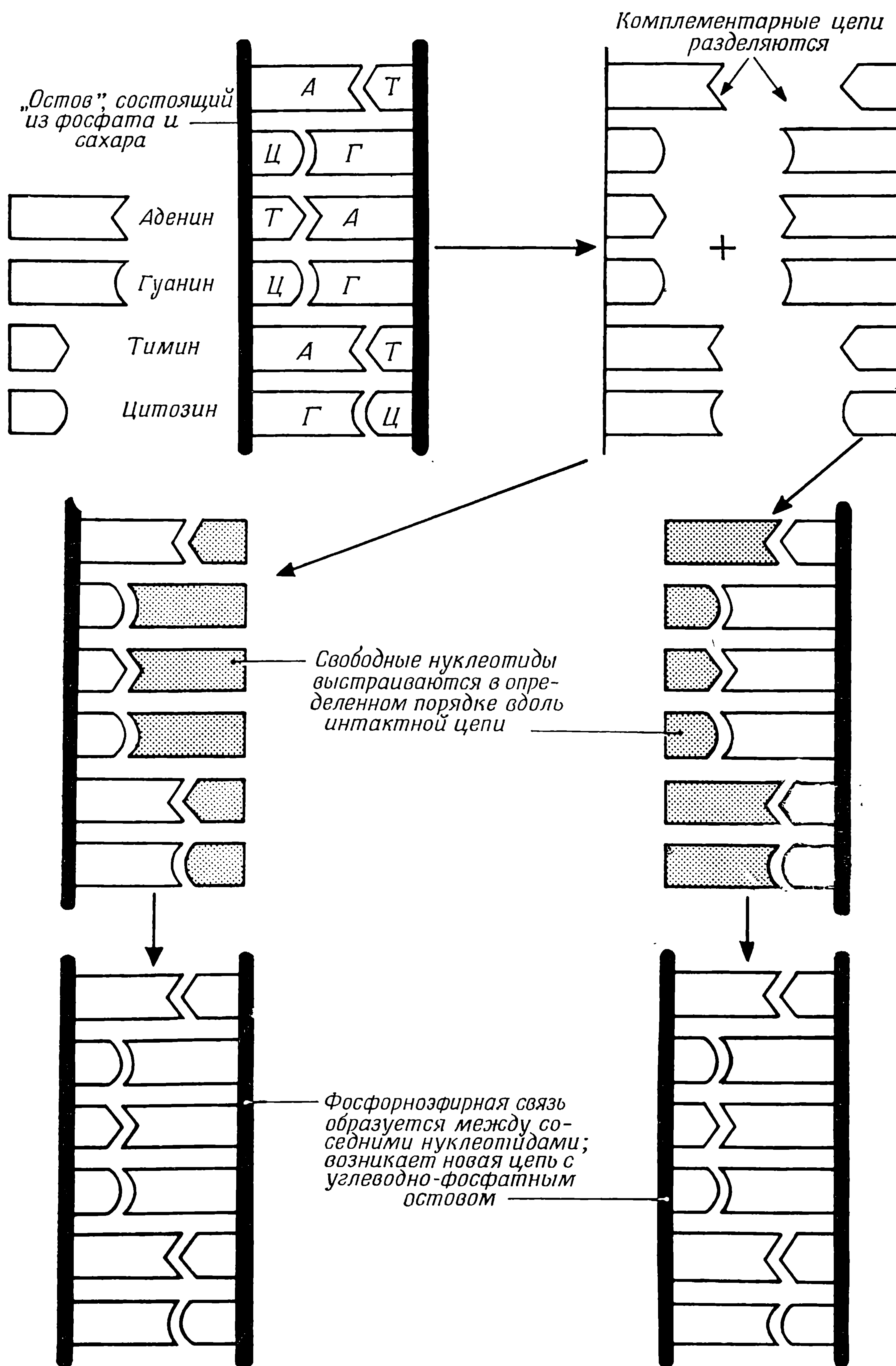
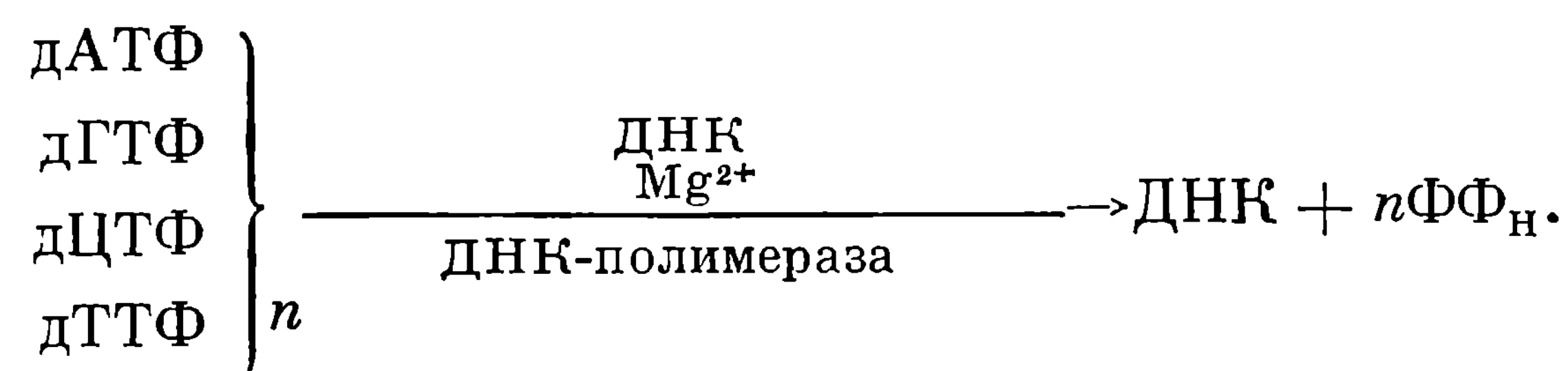


Рис. 96. Схема репликации ДНК.

Первоначальные пары оснований разделяются, и цепи двойной спирали раскручиваются. Затем каждая цепь служит матрицей для синтеза новой, комплементарной к ней цепи.

зуется новая ДНК, идентичная ДНК-матрице, и одна молекула пирофосфата на каждую включенную молекулу дезоксирибонуклеотида:



Нуклеозидтрифосфат реагирует со свободным 3'-гидроксильной группой последней дезоксирибозы в цепи и образует эфирную связь, освобождая молекулу пирофосфата (рис. 97). Если в опыте использовали трифосфаты нуклеотидов, меченных ^{14}C , то образующийся полимер ДНК содержал ^{14}C , и из этого можно было заключить, что меченные нуклеотиды вошли в состав новых цепей ДНК. Путем соответствующих экспериментов с ^{14}C -нуклеотидами Корнбергу удалось показать, что отношения А : Т и Г : Ц в синтезированной ДНК были такими же, как и в ДНК, взятой в качестве затравки. Это позволяло предполагать, что новая ДНК была копией ДНК-«затравки», как и следовало ожидать, исходя из модели Уотсона — Крика.

В экспериментах с ДНК-полимеразой из кишечной палочки (*Escherichia coli*) можно использовать в качестве матрицы ДНК, полученную из самых разнообразных источников — бактерий, вирусов, млекопитающих и растений; при этом синтезируется ДНК, сходная по соотношению нуклеотидов с ДНК-матрицей. Таким образом, последовательность нуклеотидов в продукте реакции определяется их последовательностью в затравке, а не свойствами полимеразы и не соотношениями между молекулами субстратов, находящихся в реакционной смеси. В 1968 году Корнберг, используя более чистый препарат фермента и взяв в качестве затравки ДНК бактериофага, синтезировал биологически активную вирусную (фаговую) ДНК, которая могла инфицировать бактерии совершенно так же, как «живые» фаги.

Корана и его сотрудники приготовили синтетические полидезоксирибонуклеотиды, содержавшие адениловую и цитидиловую кислоты, и другие полинуклеотиды, в которых чередовались тимидиловая и гуаниловая кислоты. Оказалось, что ни те, ни другие по отдельности не могут служить матрицами для синтеза ДНК-полимеразы, но их смесь, в которой образуется синтетическая двойная спираль с обычным парным соединением оснований, действует как матрица.

По-видимому, в ДНК-полимеразной системе ДНК-затравка выполняет две функции: во-

первых, она содержит свободные 3'-ОН-группы, способные служить «точками роста» полимера, и, во-вторых, доставляет кодированную информацию. Для выполнения этих функций молекула должна быть двухцепочечной, так как каждая из двух цепей должна служить матрицей для наращивания комплементарной цепи. Одновременно она служит затравкой для своего собственного удлинения. ДНК-подобный полимер, синтезируемый под действием ДНК-полимеразы в присутствии двухцепочечной затравки, также состоит из двух цепей и имеет такой же состав оснований, как и затравочная ДНК. Соотношения оснований согласуются с моделью Уотсона — Крика.

В клетках высших организмов синтез ДНК происходит только во время интерфазы, когда хромосомы трудно увидеть. Таким образом, если синтез ДНК *in vivo* также катализируется ферментом, сходным с ДНК-полимеразой Корнберга, то должен существовать какой-то биологический сигнал, «включающий» синтез ДНК в период интерфазы и «выключающий» его в другое время. По-видимому, как сам фермент, так и его субстраты — дАТФ, дГТФ, дЦТФ и дТТФ — имеются в клетках всегда, так что «включение» и «выключение» синтеза ДНК, вероятно, определяется каким-то изменением в ДНК-матрице.

В результате репликации ДНК образуются две новые цепи, каждая из которых комплементарна к одной из старых цепей двойной спирали ДНК. Эта двойная спираль в процессе репликации раскручивается; одна из ее цепей служит матрицей для синтеза одной новой цепи, а другая — для синтеза другой новой цепи. Такая репликация называется *полуконсервативной*: обе первоначальные цепи ДНК сохраняются в дочерних двойных спиральях, по одной в каждой из них.

Классический эксперимент Месельсона и Сталя (рис. 98), использовавших для различения «старых» и «новых» молекул ДНК тяжелый азот ^{15}N , показал, что репликация ДНК, по крайней мере у бактерий, относится к полуконсервативному типу. В этом эксперименте бактерий выращивали на протяжении ряда поколений на среде, содержащей тяжелый азот, и поэтому их ДНК (так же как РНК и белок) содержала ^{15}N . Когда выделили некоторое количество ДНК и подвергли ее центрифугированию в градиенте плотности хлористого цезия, ДНК собралась в определенном слое — на уровне, который определялся наличием в ее молекулах тяжелого азота.

Затем бактерий перенесли из среды с ^{15}N на среду, содержащую обычный азот ^{14}N , и оста-

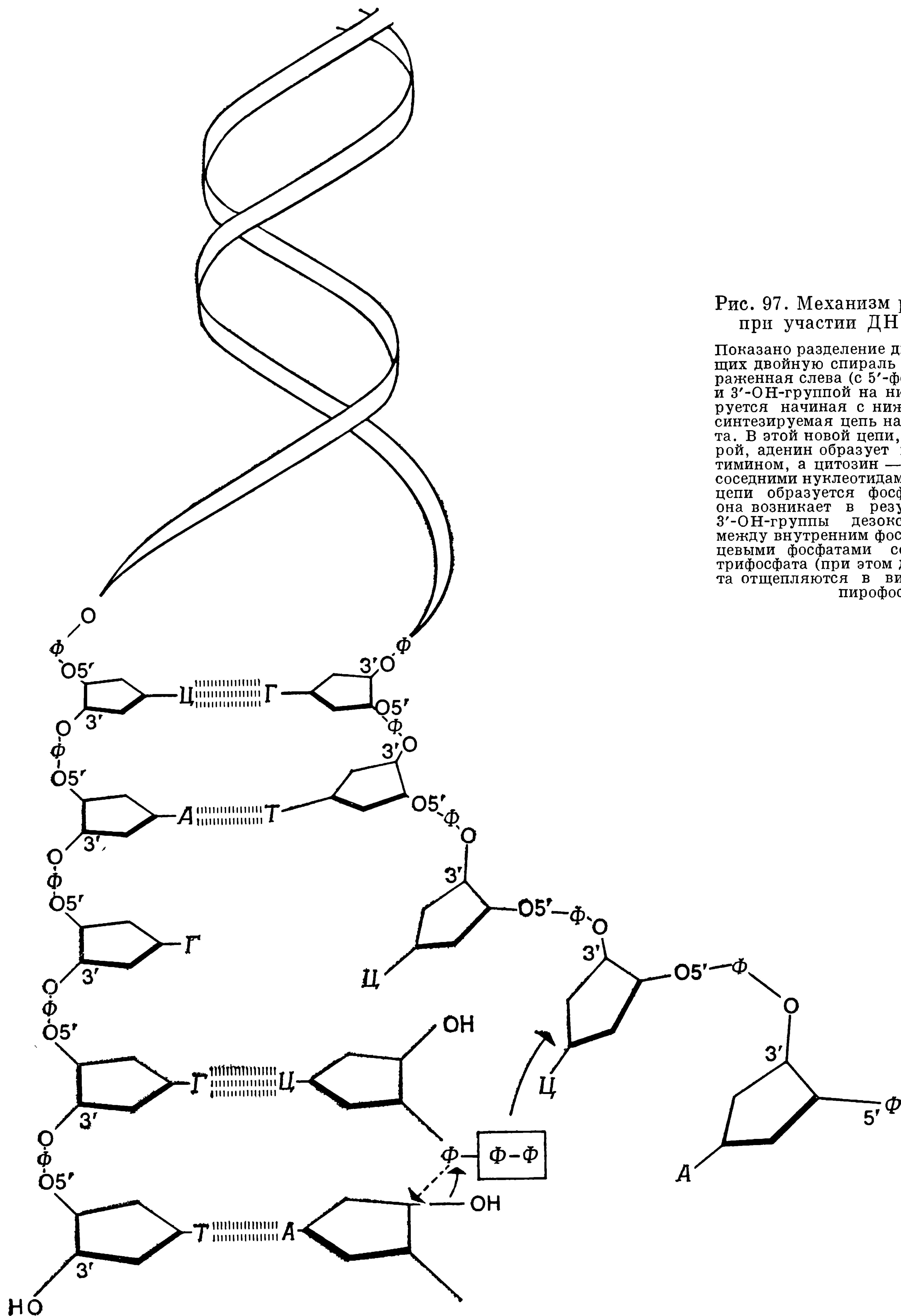


Рис. 97. Механизм репликации ДНК при участии ДНК-полимеразы.

Показано разделение двух цепей, образующих двойную спираль ДНК. Цепь, изображенная слева (с 5'-фосфатом на верхнем и 3'-ОН-группой на нижнем конце), копируется начиная с нижнего конца. Вновь синтезируемая цепь начинается с 5'-фосфата. В этой новой цепи, так же как и в старой, аденин образует водородные связи с тимином, а цитозин — с гуанином. Между соседними нуклеотидами строящейся новой цепи образуется фосфодиэфирная связь; она возникает в результате воздействия 3'-ОН-группы дезоксирибозы на связь между внутренним фосфатом и двумя концевыми фосфатами соседнего нуклеозидтрифосфата (при этом два концевых фосфата отщепляются в виде неорганического пирофосфата).

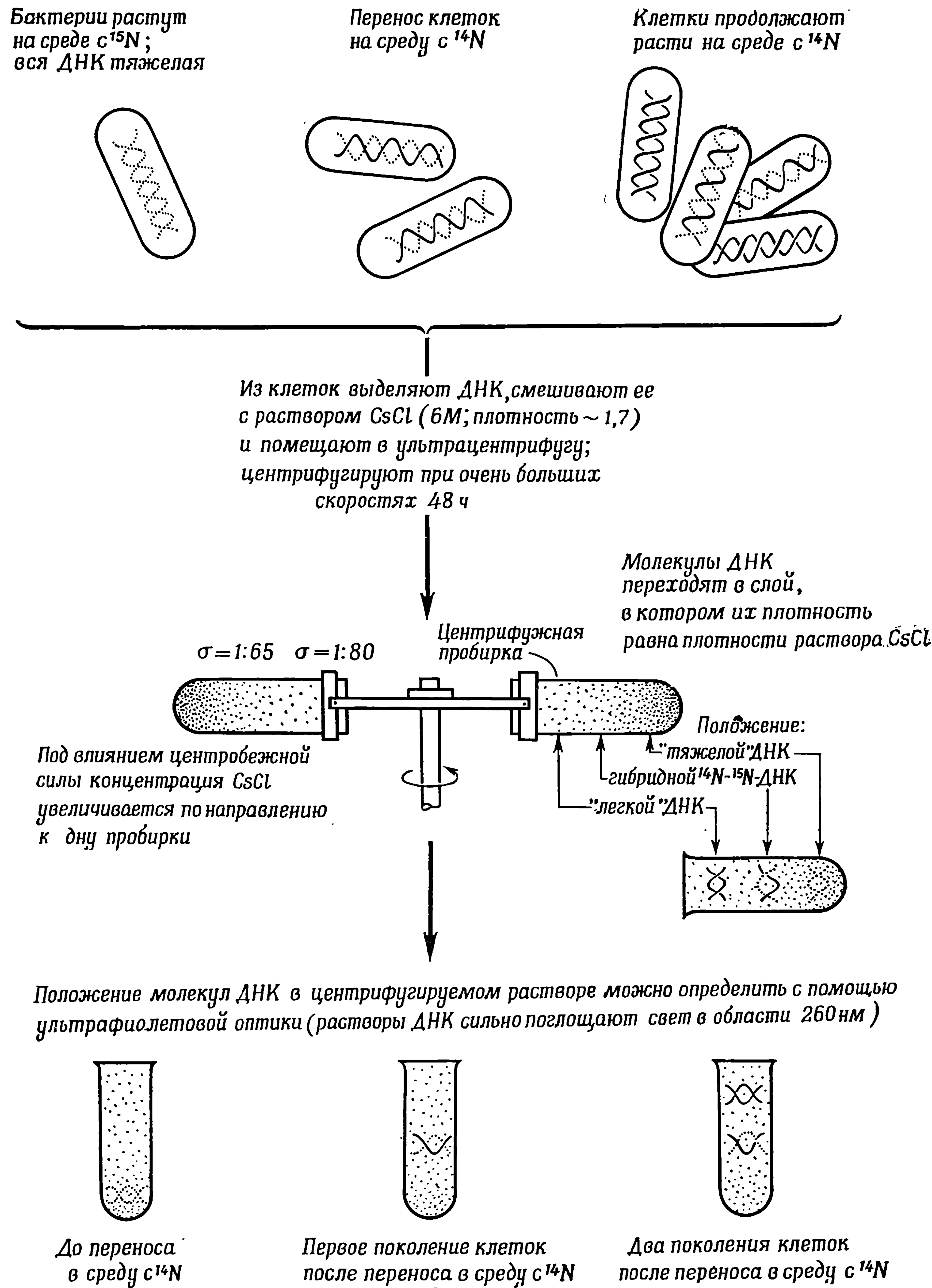


Рис. 98. Схема эксперимента Месельсона и Сталя, показавших, что репликация ДНК происходит полуконсервативным способом.

Каждая из двух исходных цепей переходит в одну из дочерних двойных спиралей.

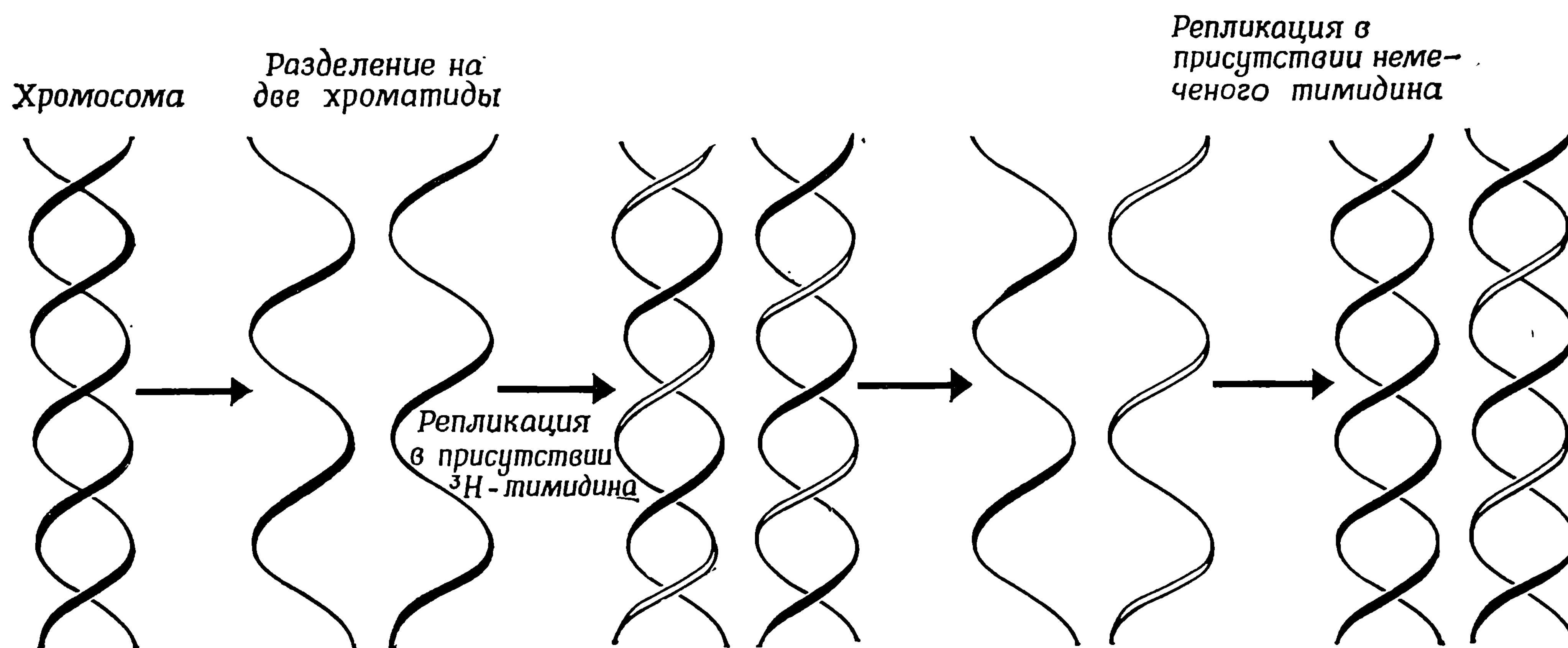


Рис. 99. Репликация хромосомы.

Если быстро делящиеся клетки выращивать в присутствии ^3H -тимидина, то при радиоавтографическом исследовании можно обнаружить, что все хромосомы содержат метку (меченые хроматиды выделены двойной линией) и радиоактивность равномерно распределена между обими хроматидами каждой хромосомы (в центре). Если же таким клеткам дать возможность еще раз разделиться в присутствии немеченого тимидина, то окажется, что метку содержит только одна из двух хромосом (справа). Таким образом, каждая хроматида служит матрицей для образования новой хроматиды. По-видимому, репликация хромосом формально сходна с репликацией двойной спирали ДНК, однако соотношения между цитологическими и молекулярными событиями пока еще не ясны.

вили в ней на время, достаточное для одного деления клеток. Когда выделенную из нового поколения ДНК подвергли центрифугированию, то оказалось, что вся эта ДНК легче родительской: плотность ее была такой, как если бы в ней было вдвое меньше ^{15}N , чем в родительской ДНК. Если теория Уотсона — Крика верна и репликация происходит полуконсервативным способом, то следовало ожидать именно такого результата, так как в этом случае одна цепь двойной спирали ДНК должна содержать ^{15}N , а другая — только ^{14}N .

Когда этим бактериям дали возможность пройти еще один цикл деления на среде с ^{14}N , каждая из дочерних молекул ДНК снова получила одну родительскую цепь и одну новую цепь, содержащую только ^{14}N . В результате образовалось некоторое число двухцепочных молекул ДНК, содержавших только ^{14}N , и при центрифугировании эти молекулы образовали полосу с меньшей плотностью. Около тех родительских цепей, которые содержали ^{15}N , построились комплементарные цепи с ^{14}N ; плотность этих дочерних двойных спиралей соответствовала плотности, характерной для молекул, содержащих в равных количествах ^{15}N и ^{14}N . Таким образом, в процессе репликации цепи родительской ДНК не расщепляются на составные части или хотя бы на крупные фрагменты, а сохраняются в целостности и передаются следующему поколению. Каждая из дочерних клеток получает одну из цепей родительской

двойной спирали и одну вновь синтезированную цепь; поэтому такой процесс и называют «полуконсервативным».

Если репликация цепей начинается уже в период их раскручивания, то в это время должны появляться молекулы ДНК Y-образной конфигурации. Такие Y-образные участки действительно были обнаружены при радиоавтографии хромосом кишечной палочки, меченных ^3H -тимидином (рис. 99 и 100).

69. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Из модели структуры ДНК, предложенной Уотсоном и Криком, вытекало, что генетическая информация передается с помощью какой-то специфической последовательности нуклеотидов в ее молекуле. В 1954 году Гамов, по-видимому, одним из первых высказал соображение, что для кодирования одной аминокислоты нужно не меньше трех нуклеотидов. Число различных сочетаний из 4 нуклеотидов по два составило бы только 16 ($4^2 = 16$), тогда как число сочетаний по три из тех же 4 нуклеотидов составит уже 64 ($4^3 = 64$). На первый взгляд это дает гораздо больше кодовых «слов», чем нужно, так как существует всего лишь 20 с небольшим различных аминокислот. Однако сейчас уже получены убедительные данные о том, что для кодирования аминокислот действительно используются 62 из 64 возможных комбинаций и что одной аминокислоте может в некото-

Рис. 100. Радиоавтограф хромосомы *E. coli* (штамм K-12 Hfr), выделенной путем обработки клеток лизоцимом после включения ^3H -тимидина на протяжении двух поколений.

Вверху справа — схема этой хромосомы. Примерно две трети двойной спирали прошли второй цикл репликации. Часть еще не удвоившегося отрезка (Y — C) содержит метку лишь в одной цепи, а другая часть (C — X) — в обеих цепях.



рых случаях соответствовать до 6 различных троек нуклеотидов.

В настоящее время основные особенности генетического кода твердо установлены. Это триплетный код, в котором каждая аминокислота определяется тремя смежными нуклеотидами, образующими так называемый кодон (табл. 7).

В модели Уотсона — Крика подразумевалось, что информация закодирована последовательностью нуклеотидов в цепях спирали ДНК, а последующие эксперименты позволили установить триплетную структуру кода; однако в течение ряда лет оставалось неясным, перекрывают ли друг друга соседние кодоны. Как, например, читается последовательность

ТАБЛИЦА 7

Генетический код

Последовательности нуклеотидов в триплетных кодонах
информационной РНК, определяющие ту или иную аминокислоту

Первый нуклеотид (на 5'-конце кодона)	Второй нуклеотид	Третий нуклеотид (на 3'-конце кодона)			
		У	Ц	А	Г
У	У	Фен	Фен	Лей	Лей
	Ц	Сер	Сер	Сер	Сер
	А	Тир	Тир	Терминатор (знак оконча- ния)	Терминатор (знак оконча- ния)
Ц	Г	Цис	Цис	Цис?	Три
	У	Лей	Лей	Лей	Лей
	Ц	Про	Про	Про	Про
А	А	Гис	Гис	Гли	Гли
	Г	Арг	Арг	Арг	Арг
	У	Иле	Иле	Иле?	Мет
Г	Ц	Тре	Тре	Тре	Тре
	А	Асп	Асп	Лиз	Лиз
	Г	Сер	Сер	Арг	Арг
	У	Вал	Вал	Вал	Вал
	Ц	Ала	Ала	Ала	Ала
	А	Асп	Асп	Глу	Глу
	Г	Гли	Гли	Гли	Гли

ЦАГАУЦГАЦ¹ — только как ЦАГ, АУЦ, ГАЦ или же она может также читаться как ЦАГ, АГА, ГАУ, АУЦ, УЦГ, ЦГА, ГАЦ? Входит ли каждый нуклеотид в состав лишь одного кодона или он может принадлежать трем кодонам? Чтобы выяснить это, была изучена последовательность аминокислот в пептидных цепях нескольких мутантных форм гемоглобина. Оказалось, что в каждой из них произошло замещение только одной аминокислоты. Но если бы кодоны перекрывались и каждый нуклеотид входил в состав трех соседних кодонов, то следовало бы ожидать одновременного изменения трех смежных аминокислот. Кроме того, «перекрывающийся» код накладывал бы ограничения на возможные последовательности аминокислот в пептидной цепи. Например, за аминокислотой, кодируемой триплетом ЦАГ, могла бы следовать лишь какая-нибудь из четырех аминокислот, кодируемых триплетом вида АГ(Х). Однако изучение последовательностей аминокислот в пептидах ясно показывало, что подобных ограничений не существует. В дальнейшем эксперименты с синтетическими полинуклеотидами, структура которых была точно известна, позволили окончательно установить, что кодоны не перекрываются.

¹ Кодоны записывают начальными буквами оснований РНК, а не ДНК, т. е. в той форме, которую они принимают после транскрипции. — *Прим. ред.*

В настоящее время полагают, что в генетическом коде нет «знаков препинания», разделяющих кодоны. В «пунктуации» нет нужды, так как кодоны считываются начиная с определенной точки и далее вдоль всей цепи, один триплет за другим, пока этот процесс не дойдет до специфической комбинации оснований, означающей конец сообщения. Начало сообщения, по крайней мере у бактерий, также, по-видимому, отмечается специфической группой оснований.

Есть веские основания полагать, что генетический код универсален: любой данный кодон соответствует одной и той же аминокислоте у всех изученных в этом отношении организмов — от вирусов до человека.

В начале 1961 года Крик, основываясь на математическом анализе проблемы генетического кода, пришел к заключению, что положение одной аминокислоты в полипептидной цепи определяется тремя смежными нуклеотидами в цепи информационной РНК. Экспериментальное подтверждение этого было вскоре получено в лаборатории Ниренберга и Маттеи. Эти исследователи изучали включение в белок меченых аминокислот под контролем искусственно синтезированной информационной РНК известного состава (в присутствии очищенных ферментных систем). При помощи фермента нуклеотидфосфорилазы Ниренберг приготовил синтетическую полиуридиловую кислоту (УУУУУ...). Когда эту искусственную информационную РНК добавили к системе очищенных

ферментов, катализирующих синтез белков, началось включение в белок только одной аминокислоты — *фенилаланина*; лишь эту аминокислоту и содержал полученный полипептид. Из этого было ясно, что триплет УУУ служит кодоном для фенилаланина. В последующих экспериментах подобного же рода Ниренберг и Очоа показали, что полиадениловая кислота содержит код для лизина, а полицитидиловая — код для пролина. Дальнейшие опыты, в которых искусственными информационными РНК служили полинуклеотиды смешанного состава (например, поли-АЦ), выявили связь между рядом других сочетаний нуклеотидов и определенными аминокислотами.

Эти эксперименты не позволяли установить *последовательность* нуклеотидов в триплетах, но ее удалось определить с помощью экспериментов иного рода. Ниренберг и Ледер обнаружили, что даже если синтез белка не происходит, специфические молекулы транспортных РНК способны присоединяться к рибосомам, но только в присутствии информационной РНК. К счастью, для этого не требуется длинных молекул информационной РНК (которые было бы трудно синтезировать); даже такие короткие синтетические цепи, как тринуклеотиды, уже стимулируют специфическое присоединение транспортных РНК к рибосомам. В настоящее время возможен синтез тринуклеотидов с известной последовательностью оснований; используя такие тринуклеотиды, удалось выяснить кодовые значения всех 64 возможных триплетов. Так, например, присоединение транспортной РНК для валина (валиновой РНК) к рибосомам происходит под действием ГУУ, но не УГУ или УУГ. Так как ГУУ и УУГ соответствуют различным аминокислотам, понятно, что «сообщение», записанное в цепи информационной РНК, сохраняет свой смысл только при считывании его в одном определенном направлении.

Тщательное исследование кодовых отношений показывает, что код является «вырожденным», т. е. содержит равнозначные, как бы взаимозаменяемые кодоны. Бернфилд и Ниренберг в 1965 году обнаружили, что фенилаланиновую транспортную РНК связывают два различных кодона — УУУ и УУЦ; точно так же сериновую РНК связывают кодоны УЦЦ и УЦУ, а пролиновую — ЦЦЦ и ЦЦУ. Во всех этих случаях два равнозначных триплета различаются только тем, что содержат на 3'-конце разные пиримидины (Ц или У). В других случаях в положении 3 может быть либо аденин, либо гуанин; например, лизину соответствуют кодоны ААГ и ААА. В кодонах для некоторых

аминокислот первые два нуклеотида определены однозначно, а на третьем месте может находиться любой из четырех нуклеотидов: все четыре возможные комбинации кодируют одну и ту же аминокислоту. В таких случаях, хотя код может считываться по триплетам, лишь первые два нуклеотида содержат специфическую информацию. Только метионин и триптофан имеют по одному кодону; все остальные аминокислоты кодируются 2—6 различными триплетами.

Известно несколько случаев, когда кодовое значение триплета не изменяется при замене нуклеотида, находящегося на 5'-конце кодона (т. е. первого по порядку). Например, УУГ и ЦУГ одинаково соответствуют лейцину. Аргинин кодируется шестью различными триплетами, два из которых отличаются от остальных первым нуклеотидом (А вместо Ц). По-видимому, в триплете наибольшее информационное значение имеет средний нуклеотид, затем первый (5'), а третий (3') наименее специфичен.

То, что код информационной РНК считывается по триплетам, было впервые твердо установлено в экспериментах Корана и его сотрудников. Они синтезировали цепь поли-УЦ с правильным чередованием двух нуклеотидов (УЦУЦУЦУЦ). Когда этот полимер ввели в качестве информационной РНК в белоксинтезирующую систему, был получен полипептид из регулярно чередующихся остатков серина и лейцина. Математический анализ этого результата показал, что единица кода должна содержать нечетное число оснований. Тогда Корана синтезировал последовательность нуклеотидов ААГААГААГААГ, и когда этот полимер использовали в качестве матрицы для синтеза белка, то получали либо полилизин (ААГ), либо полиглутаминовую кислоту (ГАА), либо полиаргинин (АГА). Очевидно, тип синтезируемого полипептида зависел от того, с какого нуклеотида цепи-матрицы случайно начиналось считывание кода (рис. 101). Этот эффект, называемый *сдвигом рамки* (аналогичный тому, что может происходить в кинопроекторном аппарате), можно объяснить только в том случае, если код считывается последовательными отрезками по три нуклеотида начиная с определенного места.

Биологическое значение *вырожденности кода*, т. е. наличия в нем равнозначных кодонов, остается неясным. Нужно иметь в виду, что так называемый «код» фактически представляет собой сложную физико-химическую систему, функционирование которой зависит от специфичности различных реакций, катализируемых ферментами. Последовательность нуклеотидов

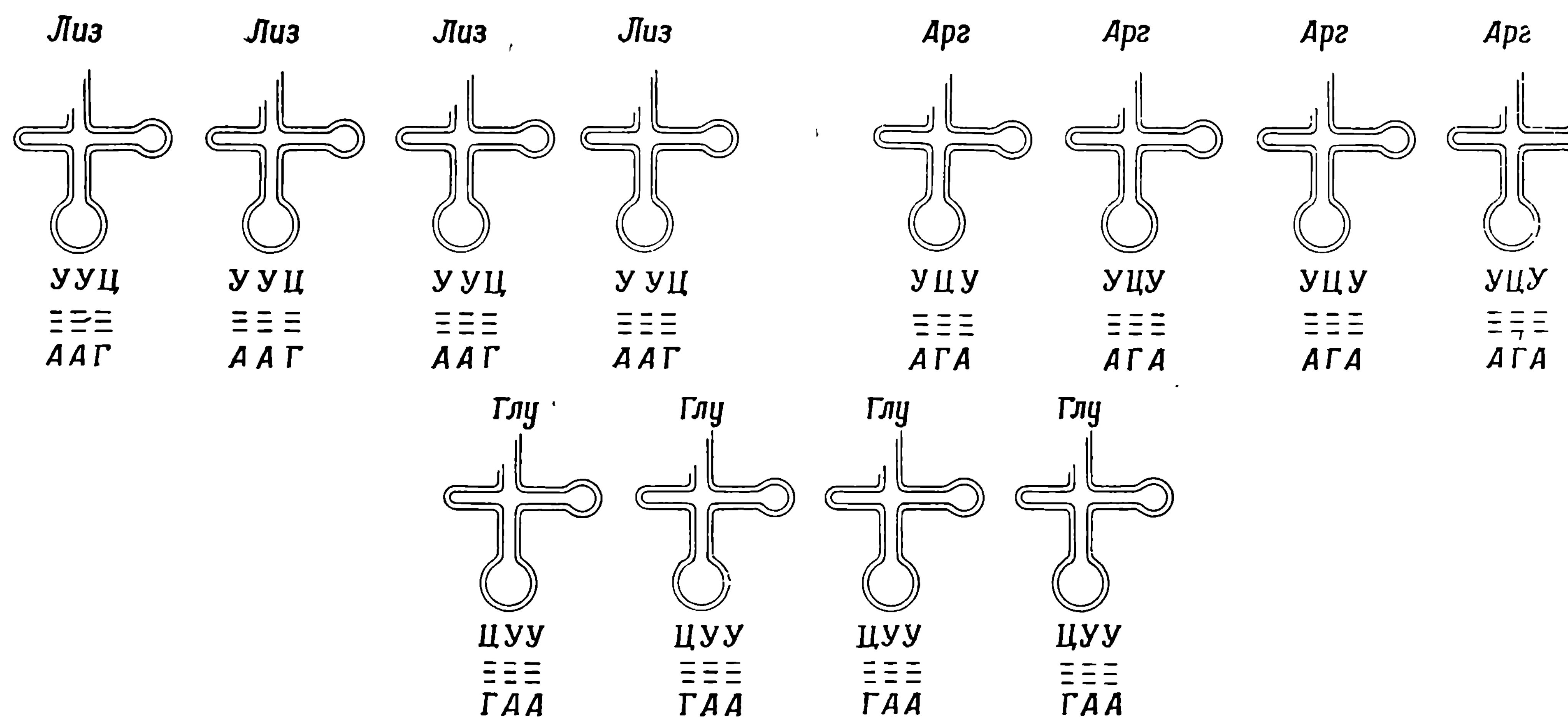


Рис. 101. Схема, иллюстрирующая эффект «сдвига рамки» при считывании кода (трансляции) синтетического полинуклеотида ААГААГААГААГ.

Использование этого полинуклеотида в качестве матричной РНК приводило к синтезу полилизина, полиглутаминовой кислоты или полиаргинина в зависимости от того, с какого нуклеотида начинался процесс трансляции. При расчленении цепи на кодоны ААГ происходило образование полилизина; расчленение ее на кодоны АГА или ГАА давало соответственно полиглутаминовую кислоту или полиаргинин. На схеме показаны все три возможных варианта комплементарных отношений между кодо-нами и антикодонами.

в ДНК приобретает реальное значение только благодаря наличию определенного набора комплексов из транспортных РНК и соответствующих аминокислот, каждый из которых образуется под действием специфического фермента. В последующем синтезе белка на рибосоме участвует еще одна ферментная система, которая действует в составе комплекса, состоящего из фермента, информационной РНК, рибосомы и транспортной РНК. Специфичность этой системы в целом зависит от способности фермента «распознавать» специфические транспортные РНК с присоединенными к ним аминокислотами, когда эти РНК занимают надлежащее место на рибосоме.

Известно, что одна аминокислота может переноситься двумя или большим числом транспортных РНК, но пока еще не ясно, равно ли число различных транспортных РНК числу различных кодонов для данной аминокислоты. Действительно ли шесть кодонов для серина соответствуют шести различным сериновым РНК или же существует только одна сериновая РНК, способная присоединяться к любому из шести кодонов информационной РНК? Согласно гипотезе неоднозначного соответствия, выдвинутой Криком (рис. 102), первые два основания антикодона транспортной РНК специфическим образом соединяются водородными связями с первыми двумя основаниями кодона информационной РНК (при этом кодон и антикодон рас-

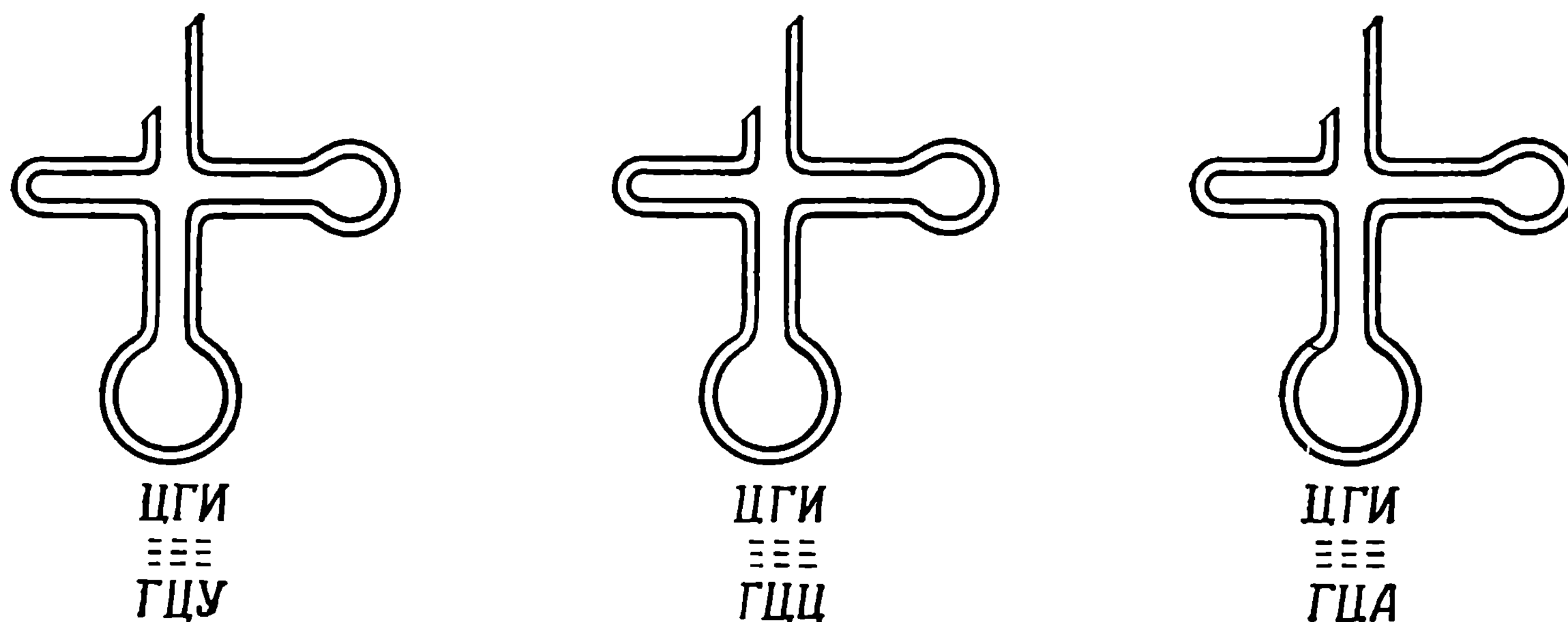
полагаются антипараллельно), а третье основание может соединяться и с необычным партнером — оно, так сказать, менее «разборчиво». Исходя из этой теории, можно, например, предполагать, что остаток инозина в антикодоне аланиновой транспортной РНК может образовывать в кодоне пару с У, Ц или А. В этом случае аланиновая РНК могла бы присоединяться к трем из четырех кодонов для аланина, так что потребовалась бы еще только одна добавочная транспортная РНК для «распознавания» четвертого триплета — ГЦГ. У исследованных до сих пор организмов, по-видимому, имеются наборы не менее чем из 40 различных транспортных РНК. Очевидно, считывание кода информационной РНК идет от 5'-конца к 3'-концу цепи, причем 5'-конец РНК соответствует N-концевой аминокислоте полипептида.

Два из 64 триплетов, УАА и УАГ, получили название «бессмысленных», так как они не определяют никакой аминокислоты. Бремер высказал предположение, что они служат «терминаторами», т. е. кодируют окончание синтеза полипептидной цепи и вызывают ее отделение от рибосомы; возможно, что такую же роль играет кодон УГА.

Как мы уже говорили, значения кодонов, видимо, одинаковы во всей живой природе. Представление об универсальности генетического кода основано на результатах исследования сравнительно немногих организмов, но эти

Рис. 102. Схема, иллюстрирующая гипотезу Крика о неоднозначной комплементарности антикодонов.

Первые два основания антикодона транспортной РНК (ЦГ) образуют ожидаемые водородные связи с двумя первыми основаниями кодона информационной РНК (в антипараллельном положении); однако третье основание антикодона (И) может образовать пару с У, Ц или А. Эта гипотеза позволяет объяснить равнозначность трех из четырех известных кодонов для аланина.



результаты действительно позволяют считать, что код универсален. Например, синтетическая полиуридиловая кислота вызывает синтез полифенилаланина в бесклеточных системах, полученных из бактерий и из ретикулоцитов кролика. Пожалуй, еще более убедителен тот факт, что РНК, выделенная из вируса табачной мозаики и введенная в качестве матрицы в белоксинтезирующую систему из *E. coli*, вызывает образование белков, сходных с нативным белком этого вируса. Не столь прямые, но тоже весьма убедительные данные об универсальности кода можно получить, внимательно изучив замены аминокислот, встречающиеся в мутантных формах гемоглобина у человека (исследовано более 60 таких форм). Все эти замены могли бы произойти в результате изменения *одного* основания в ДНК, если приписать кодонам те значения, которые были установлены в опытах с бесклеточной белоксинтезирующей системой из *E. coli*. Следовательно, генетический код у человека, по-видимому, такой же, как и у бактерий.

Одно кажущееся исключение оказалось в конце концов результатом ошибки в анализе. Согласно первоначальному сообщению, в мутантном гемоглобине I произошла замена лизина на аспарагиновую кислоту. Для этого потребовалось бы изменение двух из трех нуклеотидов одного кодона («двойная мутация»). Теоретически это возможно, но статистически крайне маловероятно. Однако повторное исследование аминокислотного состава показало, что на самом деле лизин был заменен не на аспарагиновую, а на глутаминовую кислоту, а для такой замены достаточно изменения лишь одного нуклеотида.

Из различных организмов был выделен *цитохром с* — один из белковых компонентов системы переноса электронов — и была определена последовательность аминокислот в каждой из его полипептидных цепей. Межвидовые различия оказались очень небольшими, а замены

аминокислот соответствовали тем, которых следовало бы ожидать при изменении одного нуклеотида в кодоне. Сходные результаты были получены и при анализе ряда других белков. Такого рода косвенные данные в пользу универсальности генетического кода весьма убедительны.

Так как ДНК представляет собой линейный полинуклеотид, а белок — линейный полипептид, интересно было выяснить соотношение между этими линейными молекулами. Сейчас уже ясно, что последовательность аминокислот в пептидной цепи однозначно определяется последовательностью нуклеотидов в кодонах одной из двух полинуклеотидных цепей молекулы ДНК. Изменение в расположении нуклеотидов приводит к соответственному изменению в расположении аминокислот. Поэтому говорят, что молекула ДНК и закодированная в ней будущая полипептидная цепь *коллинеарны*.

Идея коллинеарности была заключена уже в первоначальной модели структуры ДНК, предложенной Уотсоном и Криком. Прямые данные о такого рода коллинеарности были получены при изучении генетической регуляции синтеза фермента триптофансинтетазы у бактерий.

Молекула *триптофансинтетазы* состоит из четырех структурных субъединиц — двух цепей А и двух цепей В. Цепь А представляет собой полипептид, состоящий из 267 аминокислот. Тщательное исследование многочисленных мутантных штаммов с измененными цепями А позволило определить положение соответствующих мутаций на генетической карте. Затем из каждого штамма выделили полипептид А и установили, какая аминокислота в нем заменена на другую. Сопоставление результатов показало, что относительное расположение измененных нуклеотидов в генной ДНК (по данным генетического анализа) соответствует относительному расположению измененных

аминокислот в пептидной цепи фермента (по данным прямого химического анализа). Каждую замену аминокислоты можно было объяснить изменением одного нуклеотида в ее кодоне. Например, глицин (ГГА) был заменен у одного мутанта глутаминовой кислотой (ГАА), а у другого аргинином (АГА). Примеры коллинеарности были найдены также при исследовании генетической регуляции синтеза гемоглобина у человека.

70. ТИПЫ РНК: ИНФОРМАЦИОННАЯ, РИБОСОМНАЯ И ТРАНСПОРТНАЯ РНК

РНК отличается от ДНК тем, что содержит рибозу вместо дезоксирибозы и урацил вместо тимина. Кроме того, обычное соотношение в РНК пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов указывает на отсутствие комплементарности оснований. Это свидетельствует о том, что РНК имеет одноцепочечную структуру, а не образует, как ДНК, двойную спираль. Молекулы РНК представляют собой неразветвленные цепи из нуклеотидов четырех типов (А, Г, Ц и У), соединенных 3', 5'-фосфодиэфирными связями.

Для синтеза белка необходимы три категории молекул РНК: *информационная РНК*, которая передает в цитоплазму генетическую информацию от ДНК, находящейся в ядре; *рибосомная РНК*, составляющая значительную часть материала рибосом — цитоплазматических гранул, на которых синтезируется белок, и, наконец, *транспортная РНК*, которая действует как «адаптор», выстраивая аминокислоты растущей полипептидной цепи в надлежащем порядке. Информационная РНК синтезируется при участии *ДНК-зависимой РНК-полимеразы*, которую впервые обнаружили в ядрах печеночных клеток крысы, а впоследствии нашли также у других животных, у растений и бактерий. Этот фермент действует лишь в присутствии ДНК, играющей роль матрицы, и использует в качестве субстратов трифосфаты четырех рибонуклеотидов, из которых обычно состоит РНК. В результате реакции образуются РНК и неорганический пирофосфат. Матрицами могут служить как одноцепочечные, так и нативные (двухцепочечные) молекулы ДНК, а также синтетические дезоксирибополинуклеотиды.

Транспортные РНК и рибосомная РНК также синтезируются ДНК-зависимыми системами путем транскрипции комплементарных к ним последовательностей дезоксирибонуклеотидов, имеющих в ДНК.

Строение РНК, образующейся в присутствии матриц ДНК вполне определенной структуры, в точности соответствует правилам спаривания оснований, постулированных в модели Уотсона — Крика. Матричная ДНК состоит из двух цепей и содержит две различные (комплементарные друг другу) последовательности оснований, которые могли бы служить источником совершенно разной генетической информации; однако транскрипции подвергается, видимо, только одна из этих цепей, и при этом образуется только один вид информационной РНК (рис. 103). Молекулярная основа этого выбора одной из двух цепей неизвестна.

Как показали электронно-микроскопические исследования, в большинстве клеток имеется обширная система канальцев с тонкими мембранными стенками — так называемая *эндоплазматическая сеть*. На поверхности мембран этой сети лежат мелкие гранулы, называемые *рибосомами*; иногда рибосомы свободно взвешены в цитоплазме. Рибосомы состоят примерно наполовину из белка и наполовину из РНК. После экстрагирования этой РНК фенолом оказалось, что она представлена двумя компонентами с различными молекулярными массами — около 600 000 и около 1 300 000.

Молекулы транспортных РНК значительно мельче молекул информационной и рибосомной РНК. В процессе синтеза белка каждая из них действует как специфический адаптор, присоединяясь к определенной аминокислоте и играя роль «опознавательного знака», определяющего будущее положение данной аминокислоты на матрице информационной РНК. Каждая из 20 аминокислот может соединяться с одной или несколькими специфическими видами транспортных РНК. В определенном участке молекулы транспортной РНК находится *антикодон* — триплет, комплементарный тому кодону информационной РНК, который определяет данную аминокислоту. Транспортные РНК отличаются также тем, что они содержат, помимо четырех обычных нуклеотидов (адениловой, гуаниловой, цитидиловой и уридиловой кислот), еще небольшие количества необычных нуклеотидов, например *6-метиламиноадениловую кислоту*, *диметилгуаниловую кислоту* и *тиминриботид*.

Транспортные РНК представляют собой цепочки, состоящие примерно из 70 нуклеотидов. У всех видов транспортных РНК на 3'-конце молекулы находится одна и та же последовательность нуклеотидов — ЦЦА, к которой присоединяется аминокислота, а на другом конце (5') нуклеотидной цепи — гуаниловая кислота. Цепь в некоторых участках

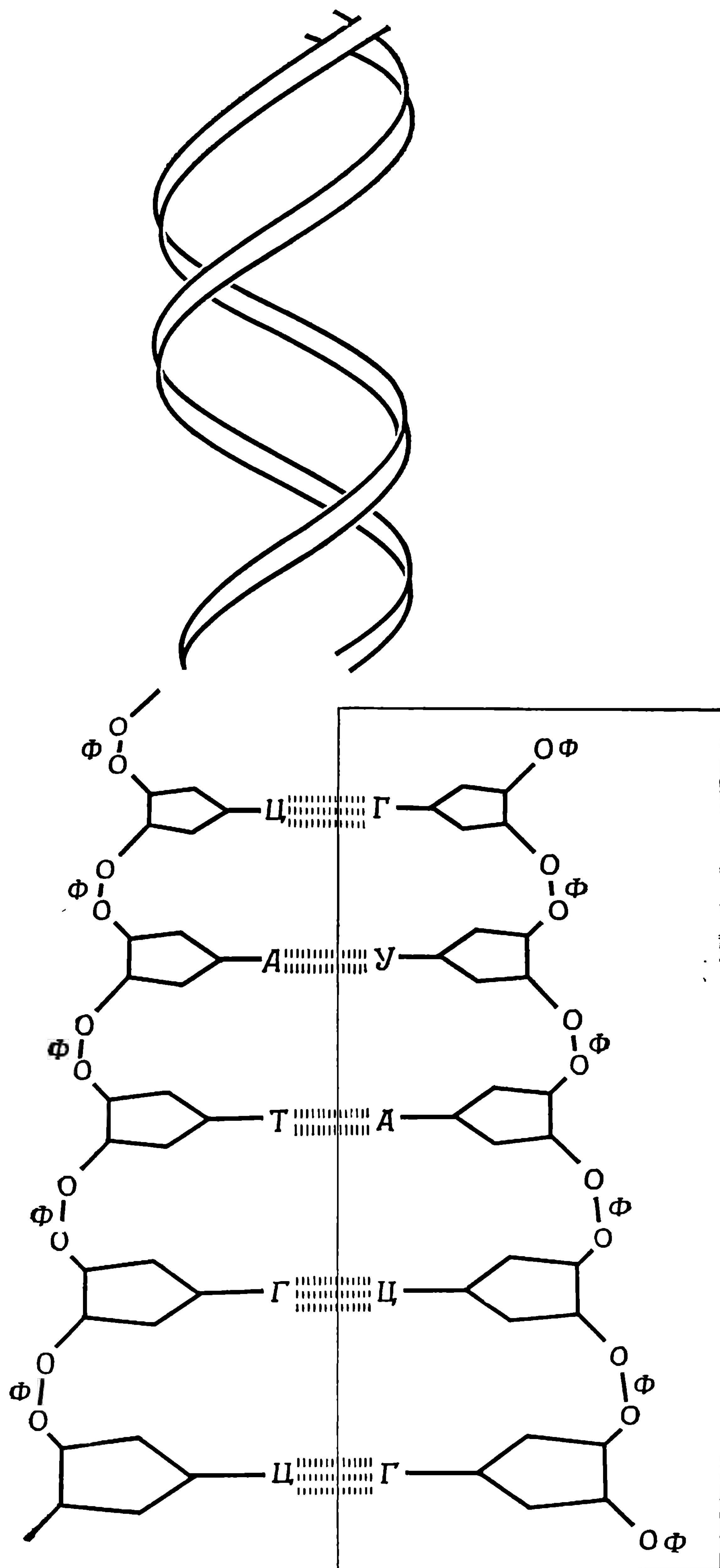


Рис. 103. Схема транскрипции кода ДНК в процессе синтеза РНК, катализируемого ДНК-зависимой РНК-полимеразой.

Показаны две разъединяющиеся цепи ДНК; цепь, изображенная слева, копируется в направлении от концевой 5'-фосфата к концевой 3'-ОН-группе. Трифосфаты рибонуклеозидов присоединяются к нуклеотидам ДНК путем спаривания комплементарных оснований, а затем при участии фермента образуются фосфодиэфирные связи. Справа в рамке изображена растущая полинуклеотидная цепь РНК.

сложена вдвое и образует три или более петель из неспаренных нуклеотидов; в промежутках между этими петлями находятся спаренные участки в виде двойных спиралей, стабилизи-

рованных водородными связями, соединяющими комплементарные основания (рис. 104). Петля, ближайшая к акцептору аминокислоты (ЦЦА), содержит 7 нуклеотидов, в том числе цитидин, псевдоуридин и тимидин, находящиеся в положениях 21, 22 и 23 от конца с триплетом ЦЦА. Триплет, комплементарный кодону (антикодон),

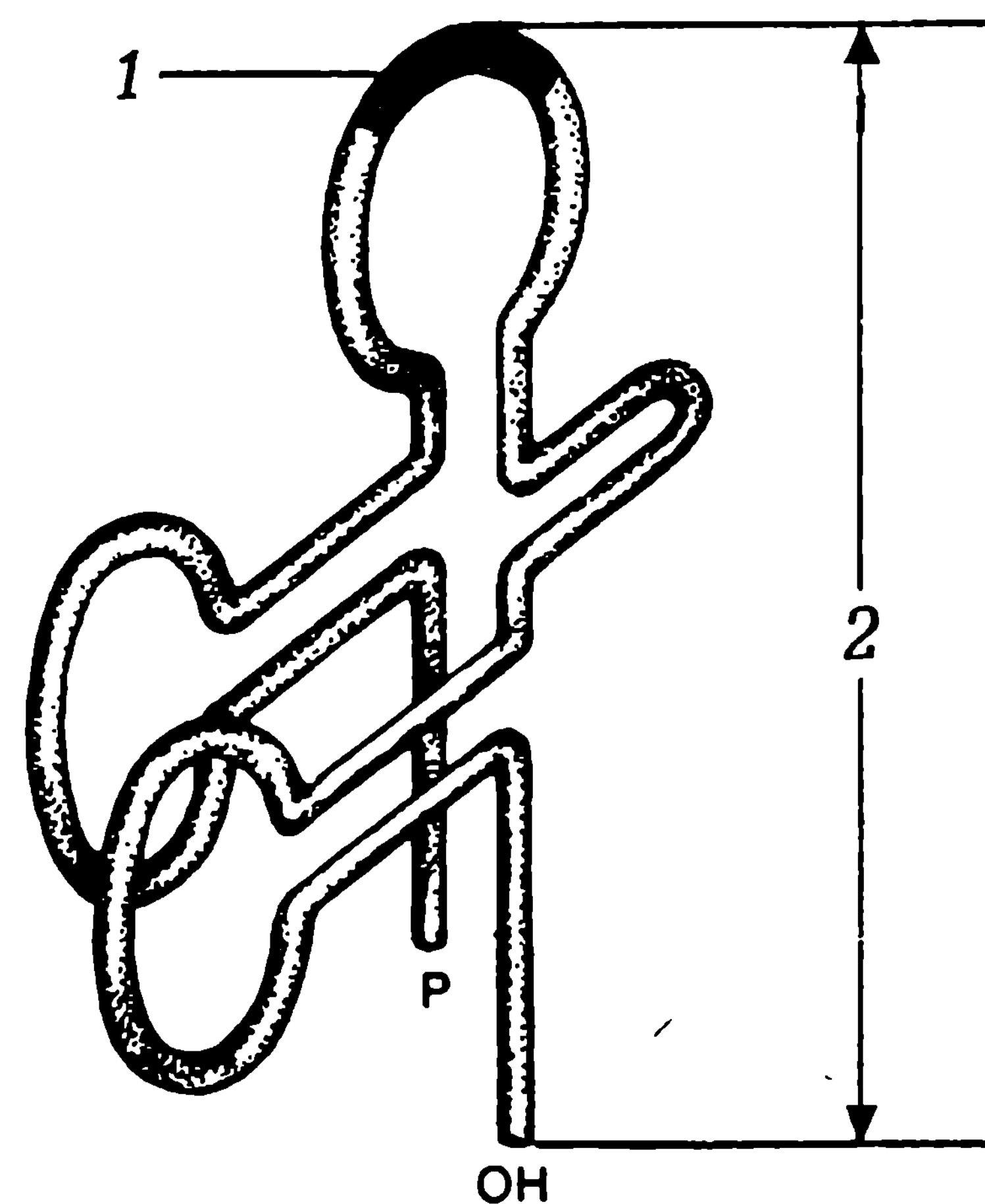


Рис. 104. Схема трехмерной структуры молекулы транспортной РНК.

Одна петля (1) содержит антикодон, присоединяющийся путем специфического спаривания оснований к кодону информационной РНК. Аминокислота присоединяется к рибозе на 3'-ОН-конце цепи, где имеется группа нуклеотидов ЦЦА. На 5'-конце во всех транспортных РНК находится гуаниловая кислота. Пространственная конфигурация цепи обеспечивает одинаковое расстояние (2) между антикодоном и аминокислотой во всех исследованных тРНК.

расположен на средней петле, состоящей из 7 нуклеотидов; перед ним по ходу цепи находится уридин, а после него — аденозин или видоизмененный аденозин. Еще одно необычное основание — диметилгуанозин — расположено перед антикодоном на расстоянии 8 нуклеотидов от него у основания более крупной петли (из 8—12 нуклеотидов), поблизости от 5'-конца цепи. У всех изученных до сих пор транспортных РНК пространственная конфигурация цепи такова, что расстояние между антикодоном и аминокислотой всегда одинаково. В этих РНК триплеты антикодонов очень хорошо согласуются с предсказаниями, которые были сделаны на основе правил комплементарности и известных кодонов информационной РНК для соответствующих аминокислот (табл. 8).

Первой полностью проанализированной транспортной РНК была аланиновая РНК, выделенная из дрожжей. Аланиновая РНК состоит из 77 нуклеотидов, расположенных в строго определенной последовательности; из этих нуклеотидов 9 содержат необычные осно-

ТАБЛИЦА 8

Сопоставление антикодонов, найденных в изолированных транспортных РНК, с антикодонами, предсказанными по данным о генетическом коде

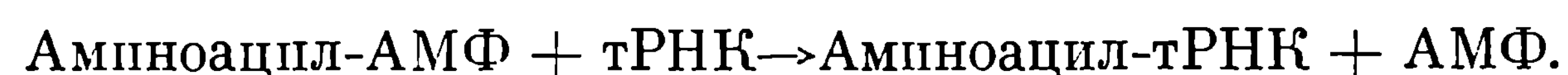
Аминокислота	Кодоны информационной РНК →	Триплеты, комплементарные кодонам ←	Фактически найденные антикодоны ¹⁾ ←
Аланин	ГЦА ГЦГ ГЦЦ ГЦУ	УГЦ ЦГЦ ГГЦ АГЦ	ИГЦ
Фенилаланин	УУЦ УУУ	ГАА ААА	ОМГ-АА
Тирозин	УАУ	АУА	
Серин	УАЦ АГЦ АГУ УЦЦ УЦУ УЦА УЦГ	ГУА ГЦУ АЦУ ГГА АГА УГА ЦГА	ГГА ИГА
Валин	ГУУ ГУЦ ГУА ГУГ	ААЦ ГАЦ УАЦ ЦАЦ	ИАЦ

¹⁾ Антикодоны содержат некоторые «необычные» основания, в том числе инозин (И), 2'-О-метилгуанозин (ОМГ) и псевдоуридин (ψ).

вания с одной или несколькими метильными группами, которые присоединяются к ним ферментативным путем уже после образования фосфодиэфирных связей между нуклеотидами. Некоторые из этих оснований неспособны к образованию обычных пар; возможно, они служат для того, чтобы препятствовать спариванию оснований в определенных частях молекулы и таким образом обнажать специфические химические группы, которые образуют вторичные связи с информационной РНК, рибосомой или, быть может, с ферментом, необходимым для присоединения определенной аминокислоты к соответствующей транспортной РНК. В настоящее время уже известна точная последовательность нуклеотидов в нескольких транспортных РНК. По существу это означает, что известна также и последовательность их в генах, на которых эти РНК синтезируются: эту последовательность можно вывести, основываясь на правилах специфического спаривания оснований, установленных Уотсоном и Криком. Ген, определяющий структуру аланиновой РНК, тоже должен состоять из 77 нуклеотидов. В 1970 году Корана синтезировал полную двухцепочечную молекулу ДНК с соответствующей последовательностью из 77 нуклеотидов, и оказалось, что она может служить матрицей для построения аланиновой транспортной РНК. Это был первый искусственно синтезированный ген.

71. СИНТЕЗ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ ПОЛИПЕПТИДНОЙ ЦЕПИ

Для того чтобы аминокислоты могли быть использованы для построения пептидной цепи, каждая из них должна быть сначала активирована путем реакции с АТФ при участии фермента (рис. 105). Существует особый, специфический фермент для каждой аминокислоты. Все эти ферменты находятся в цитоплазме и не связаны ни с одним из структурных элементов клетки. Они катализируют реакцию аминокислоты с АТФ, приводящую к образованию аминокациладениловой кислоты (аа-АМФ) и к освобождению неорганического пирофосфата. Затем тот же фермент катализирует перенос аминокислоты с адениловой кислоты (АМФ) на специфическую транспортную РНК:



Аминокислота присоединена теперь к тому концу цепи транспортной РНК (тРНК), который содержит триплет ЦЦА, а именно к рибозе концевой адениловой кислоты. Если удалить этот триплет, транспортная РНК утратит способность функционировать.

Ф. Крик, исходя из теоретических соображений, предсказывал, что в синтезе белка должна участвовать какая-то молекула нуклеиновой кислоты, которая служила бы адаптором. Он указывал, что между полинуклеотидной и полипептидной цепями нет простого стерического соответствия, при котором расположение нуклеотидов могло бы непосредственно определять последовательность аминокислот; поэтому аминокислоты, возможно, выстраиваются в надлежащем порядке благодаря участию небольших молекул РНК — адапторов. Эти адапторы присоединяются в определенных местах к цепи матричной нуклеиновой кислоты при помощи комплементарных групп оснований. Сейчас эта гипотеза получила подтверждение в самых разнообразных экспериментах. Так, например, приготовили комплекс цистеиновой транспортной РНК с цистеином (цистеинил-тРНК^{цис}), а затем превратили присоединенный к РНК цистеин в аланин (т. е. получили аланил-тРНК^{цис}); когда этот измененный комплекс ввели в белоксинтезирующую систему, то получили полипептид с *аланином* в тех участках цепи, где должен был бы находиться цистеин. Эти эксперименты дали прямое доказательство того, что расстановку аминокислот на надлежащие места определяют сами молекулы транспортных РНК, а не присоединенные к ним аминокислоты.

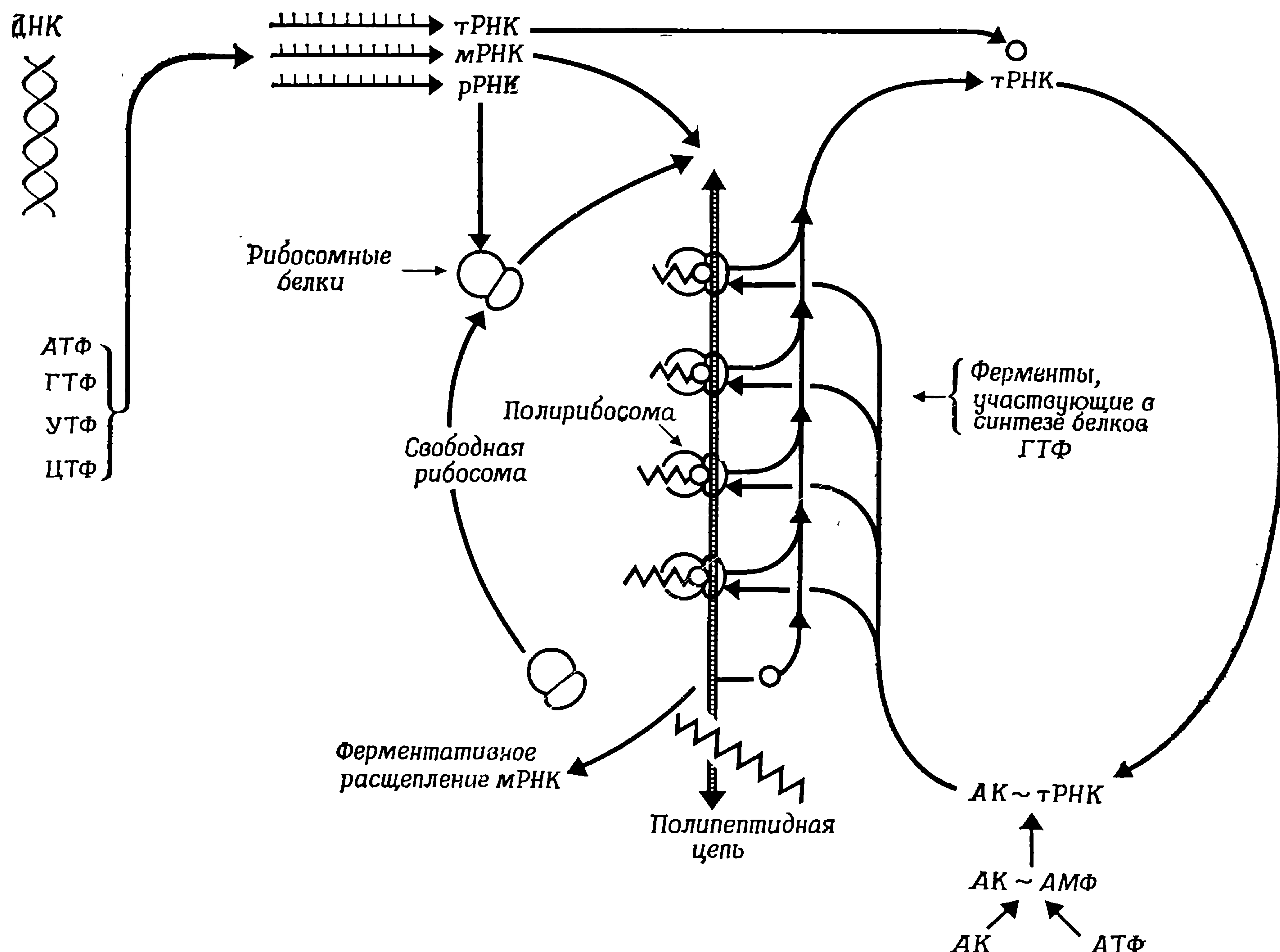


Рис. 105. Схема процессов, связанных с синтезом белка: активация аминокислот; присоединение их к специфическим транспортным РНК — образование комплексов аминокислоты с транспортной РНК (АК ~ тРНК); перенос на рибосому и включение в определенные участки растущей полипептидной цепи.

Аминокислота, присоединенная к соответствующей транспортной РНК, попадает в конце концов на рибосому. Функция рибосомы состоит в том, чтобы создать такое взаиморасположение аминоацил-тРНК, информационной РНК и растущей полипептидной цепи, которое бы обеспечивало возможность правильного считывания генетического кода матрицы, т. е. информационной РНК. Быстро растущая клетка кишечной палочки содержит около 15 000 рибосом, молекулярная масса каждой из которых составляет почти $3 \cdot 10^6$. На долю рибосом приходится почти треть всей массы клетки. На одной рибосоме в каждый данный момент может строиться только одна полипептидная цепь.

Матрицей для синтеза специфического белка служит информационная РНК, синтезированная на одной из цепей двойной спирали ДНК. Информационная РНК переходит из ядра в ци-

топлазму и вступает в связь с рибосомой. В клетках разного типа рибосомы могут быть несколько различными по своей массе, по составу своей РНК и количественному соотношению между РНК и белком, но общая структура их одинакова. Рибосомы бактерий имеют молекулярную массу 2 600 000 и состоят из двух частей несколько разной величины — с молекулярными массами 1 800 000 и 800 000 соответственно. Рибосомы можно разделить на эти две субъединицы, поместив их в раствор с низкой концентрацией ионов магния. С помощью электронного микроскопа можно видеть структуру этих субъединиц: меньшая из них как бы сидит на поверхности большей наподобие шапочки. Рибосомы высших организмов в среднем крупнее бактериальных и состоят из двух или четырех субъединиц. Каждая рибосома содержит несколько различных белков, соединенных с РНК. Рибосомы обладают гуанозинтри-

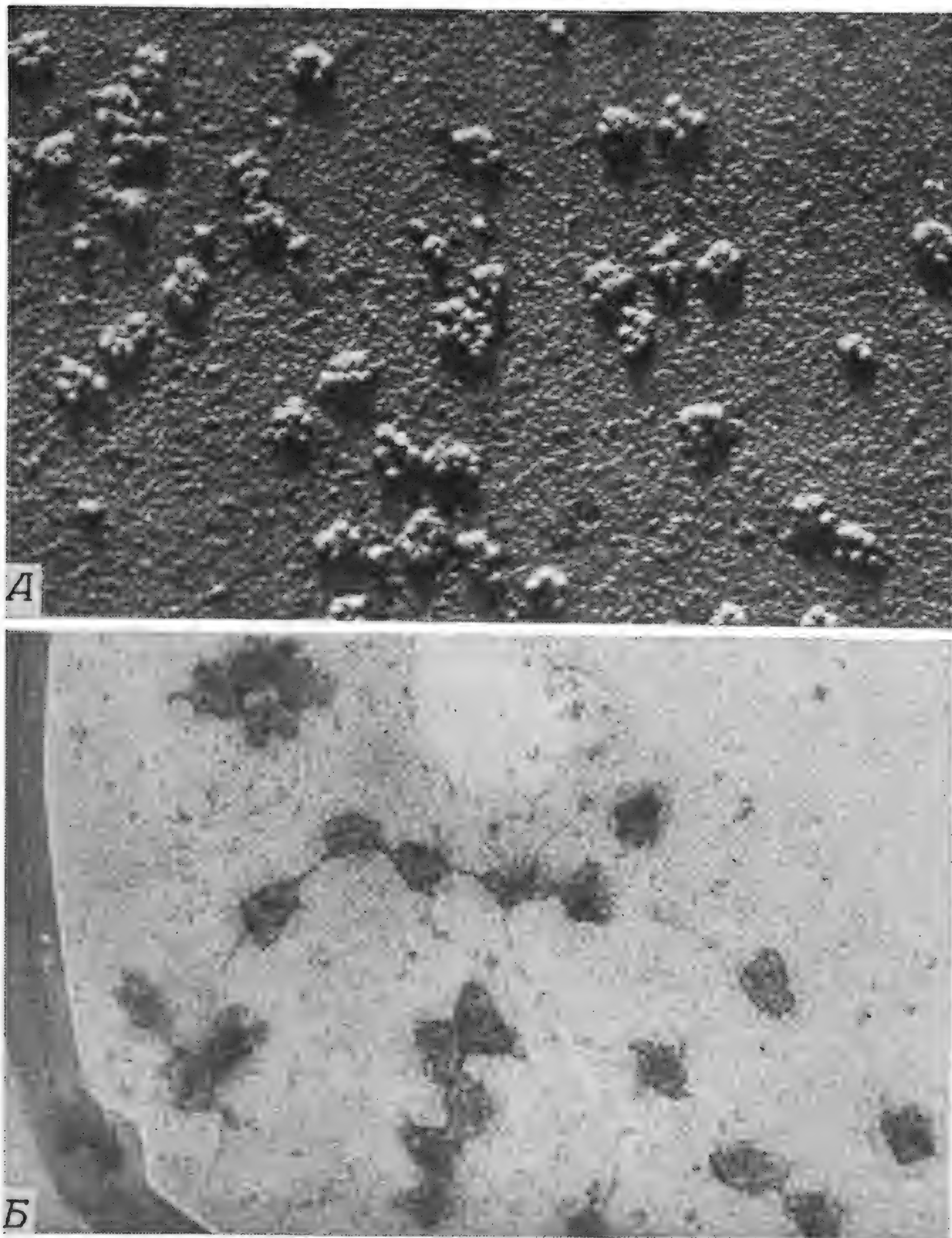


Рис. 106. Электронные микрофотографии полирибосом, выделенных из ретикулоцитов кролика.

Видны группы по 4, 5 или 6 рибосом; внутри такой группы рибосомы связаны между собой тонкой нитью информационной РНК. А. Препарат, напыленный золотом. Б. Препарат, окрашенный уранилнитратом.

фосфатазной активностью, что, по-видимому, играет какую-то важную, но пока еще не выясненную роль в переносе аминокислот с транспортных РНК на растущую пептидную цепь. Белоксинтезирующие частицы, несколько сходные с рибосомами, найдены также в клеточном ядре, в хлоропластах растительных клеток и в митохондриях.

Во время синтеза белка цепь информационной РНК, по-видимому, продвигается через тот участок рибосомы, где происходит присоеди-

нение аминокислот; при этом последовательные кодоны один за другим приходят в такое положение, что к ним могут пристраиваться антикодоны соответствующих транспортных РНК с аминокислотами. Для переноса аминокислот на растущую пептидную цепь необходимы гуанозинтрифосфат, один или несколько ферментов и глутатион.

Синтез белка интенсивно изучали на препаратах ретикулоцитов кролика, синтезирующих в основном только один белок — гемоглобин.

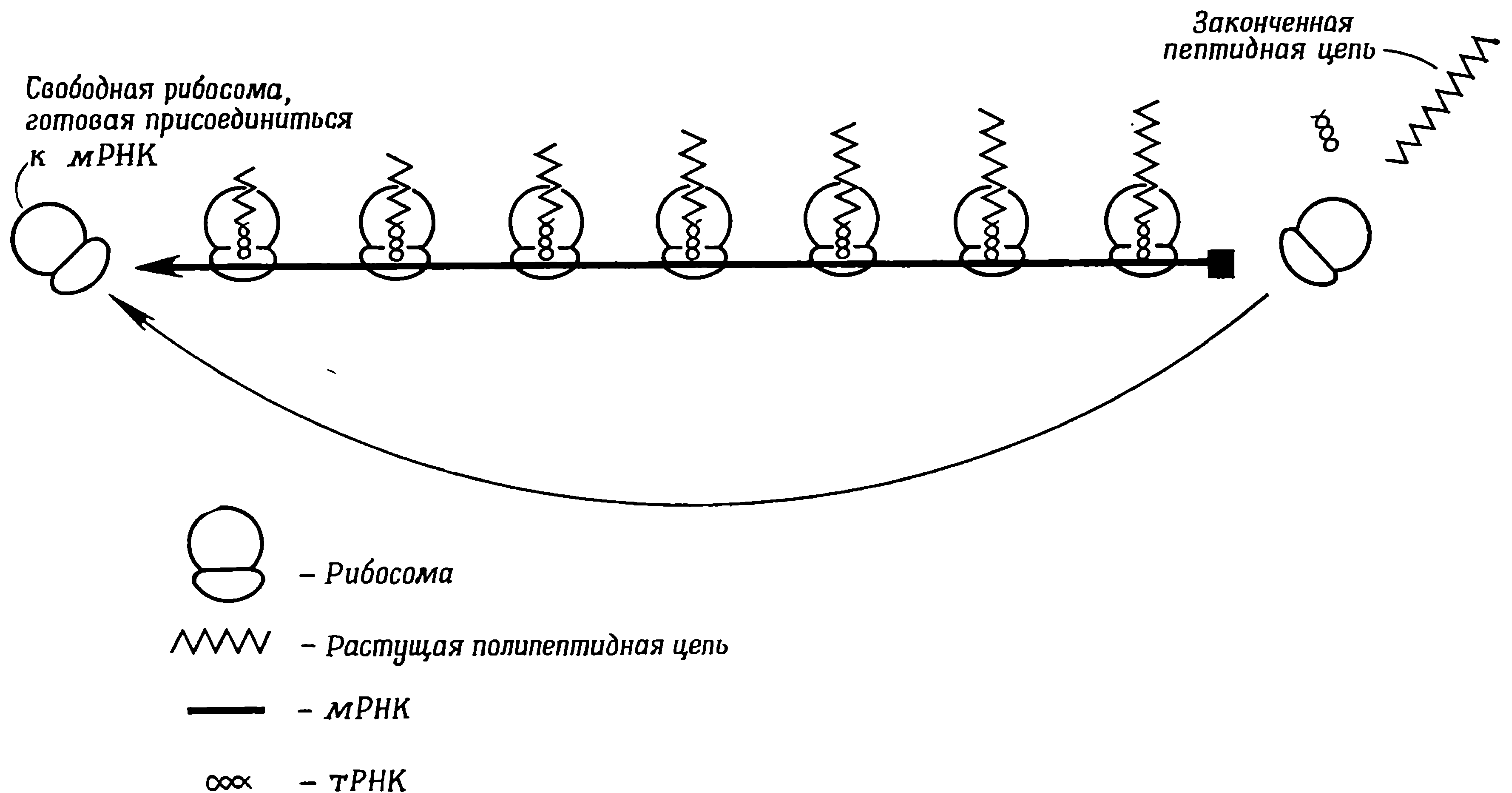


Рис. 107. Схема гипотетического механизма синтеза полипептидной цепи на рибосоме. Предполагается, что каждая рибосома «ползет» вдоль вытянутой молекулы информационной РНК, считывая при этом генетическую информацию и переводя ее на язык белка. Аминокислоты присоединяются с одного конца растущей цепи в последовательности, диктуемой специфическим спариванием оснований между триплетами нуклеотидов — кодами информационной РНК и антикодонами транспортных РНК.

Наиболее активными в отношении синтеза белка оказались те рибосомы, которые действуют совместно, группами по пять и более штук (рис. 106); в таких группах, называемых *полирибосомами*, отдельные рибосомы связаны между собой нитью информационной РНК. Пептиды синтезируются путем последовательного присоединения аминокислот, начиная с аминного конца цепи, где имеется свободная аминогруппа. Судя по данным электронной микроскопии, отдельные рибосомы, по-видимому, присоединяются к одному концу группы и постепенно передвигаются вдоль цепи информационной РНК, по мере того как связанная с данной рибосомой полипептидная цепь удлиняется в результате последовательного добавления аминокислот (рис. 107). Очевидно, каждая рибосома ползет по растянутой молекуле информационной РНК, «считывая» при этом генетическое сообщение. Как полагают, ее функция состоит в том, чтобы привести эту молекулу в надлежащее положение. Закончив считывание одной молекулы информационной РНК и освободив синтезированную полипептидную цепь, рибосома, видимо, «соскакивает» с конца этой молекулы и находит себе для считывания новую

цепь информационной РНК (рис. 108). Растущая пептидная цепь все время прикреплена к одной и той же рибосоме. Но на одной цепи информационной РНК может одновременно работать несколько рибосом, считывающих различные участки «сообщения».

Все процессы репликации генов, их транскрипции и синтеза белков основаны на образовании специфических, хотя и сравнительно слабых, водородных связей между определенными основаниями. Специфичность таких связей обеспечивает поразительную точность этих процессов: ошибки в спаривании оснований возникают крайне редко.

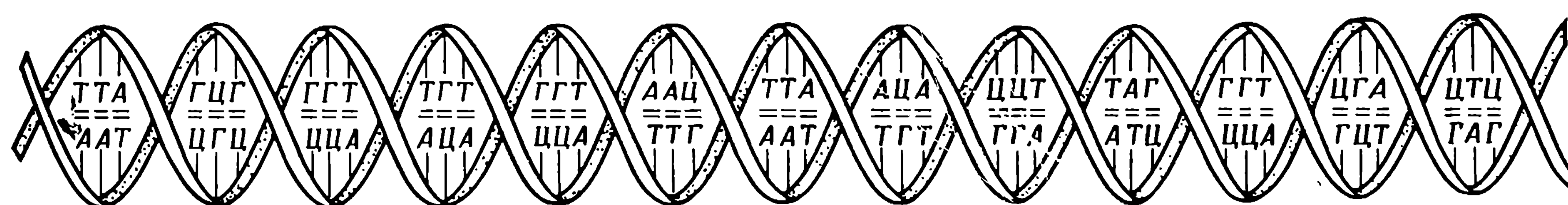
Эксперименты с бесклеточными белоксинтезирующими системами, полученными из бактерий, указывают на то, что информационная РНК присоединяется к меньшей из двух субъединиц рибосомы, а образующаяся пептидная цепь прикреплена к другой, более крупной субъединице. Каждая молекула транспортной РНК тоже должна сначала присоединиться к меньшей субъединице, где происходит ее «распознавание» и связывание с надлежащим участком информационной РНК; затем она переходит (вместе с аминокислотой) к большей

субъединице для образования пептидной связи и включения аминокислоты в растущую полипептидную цепь.

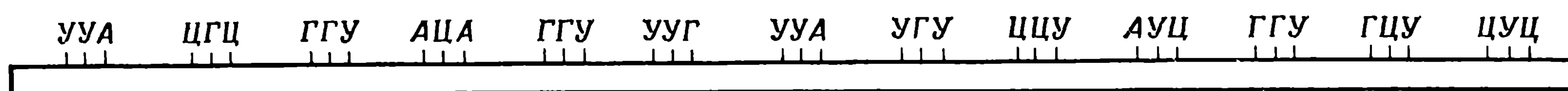
Другие эксперименты позволили определить примерное число молекул транспортной РНК, присоединенных к одной рибосоме во время синтеза белка. У каждой рибосомы в каждый момент находится одна молекула тРНК, связанная с растущей полипептидной цепью, одна свободная молекула, которая, по-видимому, уже передала свою аминокислоту пептиду и уходит от рибосомы, и еще одна молекула, к которой присоединена аминокислота. Эта третья молекула, видимо, еще только пристраивается

к матрице таким образом, чтобы включить свою аминокислоту в растущую цепь. Так как молекула информационной РНК может быть очень длинной, а размеры рибосомы не превышают 24 нм, цепь РНК должна, очевидно, перемещаться относительно рибосомы (или рибосома — относительно цепи РНК). Механизм этого перемещения неизвестен.

Как считывание молекулы информационной РНК, так и синтез полипептидной цепи — это процессы, протекающие последовательно. В экспериментах с бесклеточными системами, приготовленными из ретикулоцитов кролика, было показано, что синтез цепи начинается с ее



Двойная спираль ДНК



Информационная РНК

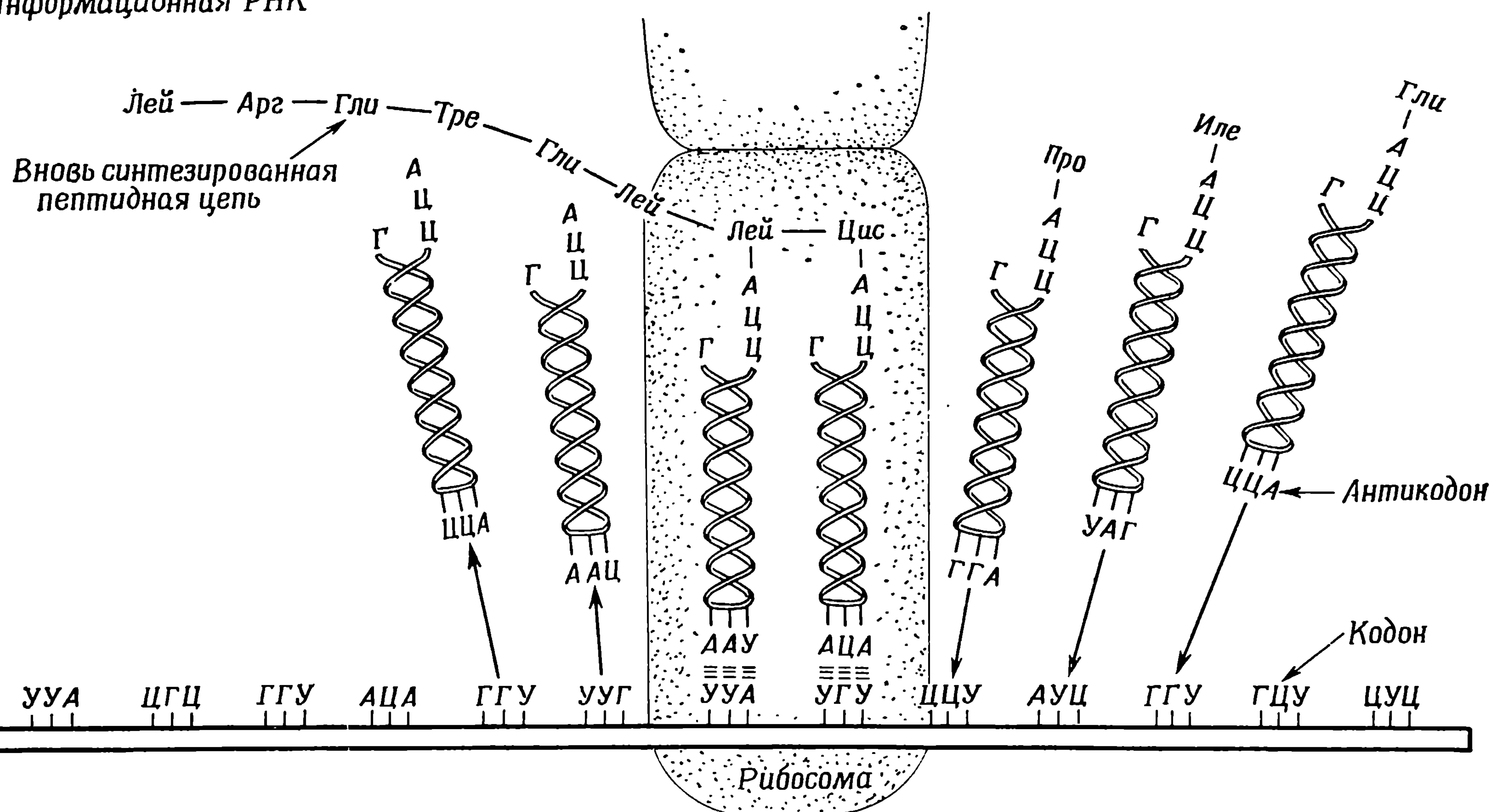


Рис. 108. Схема гипотетического механизма синтеза белка на рибосоме, отражающая отношения между триплетами спирали ДНК, комплементарными им триплетами информационной РНК и комплементарными последним триплетам (антикодонами) транспортных РНК.

Молекулы транспортной РНК с присоединенными к ним специфическими аминокислотами приходят справа, занимают надлежащие места на информационной РНК у рибосомы, переносят аминокислоты на растущую пептидную цепь, а затем (слева) отделяются от рибосомы и могут снова присоединять аминокислоты для дальнейшего синтеза белка.

аминного конца и продолжается последовательно до карбоксильного конца. Для того чтобы установить это, к синтезирующей гемоглобин системе добавляли лейцин, меченный тритием, который вводили «импульсами» различной длительности. При очень длительном «импульсе» меченый лейцин равномерно распределялся между всеми частями полипептидной цепи; при коротких же «импульсах» он оказывался только в тех частях цепи, которые синтезировались последними, а именно в области ее карбоксильного конца. В бесклеточной системе для синтеза полной α -цепи гемоглобина, состоящей из 141 аминокислоты, требуется 1.5 мин, т. е. в каждую секунду присоединяется примерно две аминокислоты.

Для переноса аминокислот с транспортных РНК на полипептидную цепь и присоединения их пептидной связью необходимы, по-видимому, два различных фермента. Один фермент участвует в присоединении аминоацил-тРНК к кодону, и другой выступает в роли синтетазы, катализирующей образование пептидной связи. ГТФ нужен не для синтеза пептидной связи, а для присоединения транспортной РНК к рибосоме. Используемый ГТФ в конечном счете расщепляется на ГДФ и неорганический ортофосфат. В бесклеточных системах перенос одной аминокислоты на растущую пептидную цепь сопровождается гидролизом примерно 50 молекул ГТФ. Надо думать, что в неповрежденной клетке белоксинтезирующая система не расходует макроэргические фосфатные связи столь расточительно!

Молекула транспортной РНК с присоединенной к ней аминокислотой сначала «распознается» комплексом рибосома — информационная РНК, т. е. присоединяется своим антикодоном к соответствующему кодону при помощи водородных связей. Затем она вытесняет предшествующую транспортную РНК, образуя пептидную связь между аминокислотой своей аминокислоты и концевой карбоксильной группой полипептида. Вытесненная транспортная РНК, с которой была ранее связана пептидная цепь, освобождается и снова уходит в окружающую среду, чтобы опять присоединить к себе аминокислоту и начать новый цикл в процессе синтеза белка.

Особую проблему составляет механизм включения первой аминокислоты новой полипептидной цепи: ведь здесь еще нет комплекса из полипептида с транспортной РНК, к которому эта аминокислота могла бы присоединиться. Недавно было показано, что в N-концевых аминокислотах белков α -аминогруппа часто бывает замещена ацетильной или формильной группой.

Существует даже особый фермент, присоединяющий формильную группу к метионину, уже связанному со своей транспортной РНК. Такие молекулы N-формилметионина включаются в пептидную цепь главным образом на ее аминном конце, тогда как молекулы метионина без формильной группы попадают в другие участки цепи (неконцевые). Возможно, что в этом участвуют различные виды метиониновой транспортной РНК, из которых лишь один допускает присоединение к метионину формильной группы.

Хотя мы уже многое узнали о биосинтезе белков, неизвестного остается гораздо больше. Даже наиболее эффективные бесклеточные системы синтезируют белок в лучшем случае в сто раз медленнее, чем интактные живые клетки.

72. ИЗМЕНЕНИЯ ГЕНОВ — МУТАЦИИ

Гены в общем удивительно стабильны и передаются последующим поколениям, как правило, в неизменном виде, однако в них время от времени возникают изменения, называемые *мутациями*. Эта новая мутантная форма гена обычно столь же стабильна и столь же мало склонна к новым изменениям, как и исходный ген. Мутацию можно определить как любое наследственное изменение, не обусловленное расщеплением или обычной рекомбинацией неизмененного генетического материала. Мутации создают разнообразие генетического материала, открывающее возможность изучать передачу его потомству; исследование же природы мутационного процесса дает ключ к познанию природы самого генетического материала.

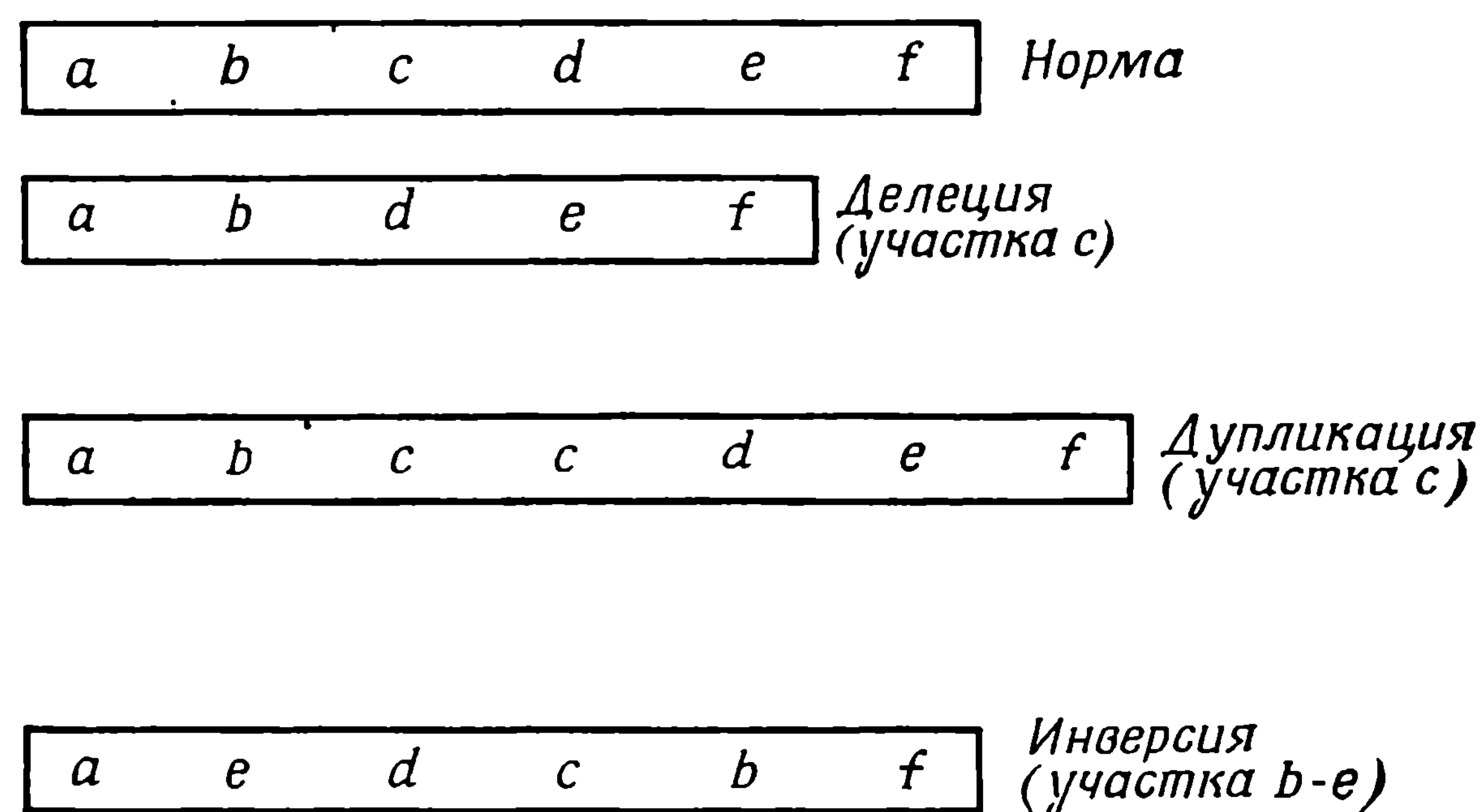


Рис. 109. Схема, иллюстрирующая различные типы хромосомных мутаций.

Некоторые мутации, называемые *хромосомными*, сопровождаются видимыми изменениями в структуре хромосом. Эти изменения могут состоять в выпадении (нехватка или *делеция*) или удвоении (дупликация) какого-либо участка хромосомы (рис. 109) или же в перено-

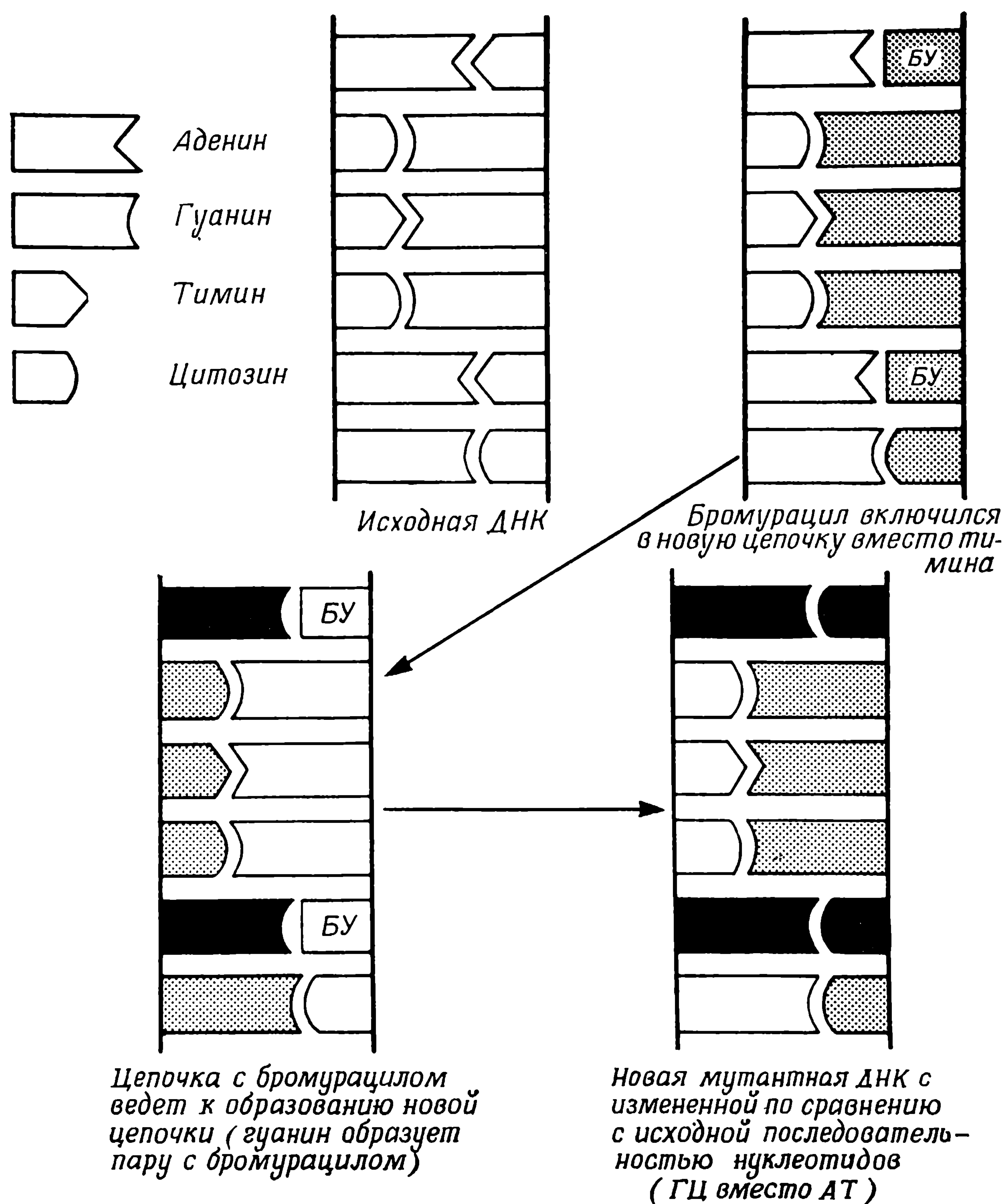


Рис. 110. Схема, показывающая, каким образом какой-либо аналог пурина или пиримидина может нарушить процесс репликации и вызвать мутацию — изменение последовательности нуклеотидов в ДНК (показано черным).

Нуклеотиды новой цепи, возникающей при каждой репликации, показаны точками. В данном случае возникли две новые пары гуанин — цитозин вместо первоначальных пар аденин — тимин. Замещения одной пары АТ на ГЦ было бы достаточно для возникновения мутации, если бы оно произошло в той части триплета, в которой оно может изменить значение данного кодона, т. е. в первом или втором элементе кодона, а в некоторых случаях — в третьем элементе (см. табл. 6).

се его (*транслокация*) в другой участок какой-то хромосомы; наконец, участок может оказаться повернутым на 180° , оставаясь в той же хромосоме (*инверсия*). *Точковые*, или *генные*, мутации связаны со столь незначительными изменениями в молекулярной структуре, что их нельзя увидеть под микроскопом. Они обусловлены каким-то изменением в последовательности нуклеотидов на определенном участке молекулы ДНК, чаще всего — заменой одного нуклеотида другим в том или ином кодоне.

Исходя из того, что вы уже узнали о молекуле ДНК, вы могли бы предсказать, что замещение в ней одного из пуриновых или пиримидиновых оснований каким-нибудь их аналогом, например азагуанином или бромурацилом, приведет к мутации. Однако в ряде опытов с бактериями включение таких аналогов не вызвало видимых мутаций. Вследствие вырожденного характера кода (табл. 6) некоторые изменения пар оснований могут не сопровождаться заменой аминокислот в белке. В других

экспериментах включение бромурацила в ДНК действительно приводит к увеличению частоты мутаций.

Мутагенным действием обладают также азотистые аналоги иприта, эпоксиды, азотистая кислота и алкилирующие агенты. Все эти вещества способны реагировать с определенными основаниями в молекуле ДНК и изменять их свойства. Включение аналога в ДНК может вести к ошибкам при спаривании нуклеотидов в процессе последующих репликаций. Например, бромурацил, включенный в ДНК вместо тимина, соединяется с гуанином, а не с аденином — обычным партнером тимина, и это ведет к замещению пары А — Т в этом участке двойной спирали парой Г — Ц (рис. 110).

В присутствии мутагенных веществ частота ошибок при соединении нуклеотидов в пары может возрасти, что приводит к образованию молекул ДНК, содержащих только природные основания, но расположенные в ином порядке. Это нарушение нормального порядка оснований может иметь серьезные последствия, так как при дальнейших репликациях механизм синтеза ДНК обеспечивает сохранение измененной последовательности. По определению мутацией следует считать лишь такое изменение молекулы ДНК, которое затем воспроизводится неопределенно большое число раз.

Генные мутации обычно возникают вследствие ошибок в спаривании оснований во время репликации; например, пара А — Т, находясь в определенном участке нормального гена, может быть заменена парой Г — Ц, Ц — Г или Т — А. В результате транскрипции измененной ДНК будет синтезироваться измененная информационная РНК, а это приведет к построению пептидной цепи, в которой одна аминокислота заменена другой. Если замененная аминокислота расположена в активном центре фермента или около него, то это может привести к значительному снижению или видоизменению ферментативной активности измененного белка. Если же эта аминокислота находится в другом участке молекулы фермента, то замена может не оказать на его свойства никакого или почти никакого влияния и поэтому пройдет незамеченной. Возможно, что действительное число генных мутаций гораздо больше числа мутаций, которые мы можем обнаружить.

Если бы в молекулу ДНК добавилась или, наоборот, выпала из нее одна пара нуклеотидов, то границы всех расположенных после нее кодонов оказались бы сдвинутыми, что совершенно изменило бы структуру синтезируемой пептидной цепи и ее биологическую

активность. Например, если последовательность ЦАГТТЦАТГ при ее «считывании» расчленяется на кодоны ЦАГ, ТТЦ, АТГ, то после добавления Г между двумя Т получилась бы последовательность ЦАГТГТЦАТГ, которая будет считываться как ЦАГ, ТГТ, ЦАТ, Г...

Генные мутации можно вызвать, воздействуя на клетку рентгеновскими, ультрафиолетовыми, гамма-лучами и другими видами излучения. Каким образом рентгеновские лучи и другие формы излучения вызывают изменение пар оснований, еще не ясно; возможно, что при действии излучения на воду образуются короткоживущие, но чрезвычайно реактивные свободные радикалы, которые и взаимодействуют со специфическими основаниями. Мутации возникают и спонтанно, с низкими, но измеримыми частотами, характерными для каждого вида и каждого гена; некоторые гены (так называемые «горячие точки») мутируют значительно чаще других. В возникновении спонтанных мутаций некоторую роль, возможно, играют естественные излучения, например космические лучи. Частоты спонтанных мутаций различных генов человека лежат в пределах от $1 \cdot 10^{-5}$ до $1 \cdot 10^{-3}$ на ген на поколение. Поскольку у человека в общей сложности имеется примерно 25 000 генов, общая частота мутаций у него оказывается порядка одной мутации на каждого индивидуума в каждом поколении. Другими словами, у каждого из нас в среднем имеется один мутантный ген, которого не было у наших родителей.

73. СВЯЗЬ МЕЖДУ ГЕНАМИ И ФЕРМЕНТАМИ

Если каждый ген определяет образование специфического фермента, то каким образом присутствие или отсутствие данного фермента может влиять на развитие какого-либо признака? Выражение любого структурного или функционального признака представляет собой результат химических реакций (быть может, очень многих), протекающих последовательно, так что продукт каждой предыдущей реакции служит субстратом для последующей: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D$. В большинстве случаев темная окраска шерсти у млекопитающих зависит от пигмента *меланина* (D), образующегося из ДОФА — диоксифенилаланина (B), который в свою очередь образуется из тирозина (C) и фенилаланина (A). Каждая из этих реакций контролируется определенным ферментом; например, превращение ДОФА в меланин происходит при участии ДОФА-оксидазы. *Альбинизм*, характеризующийся отсутствием меланина, является результатом отсутствия

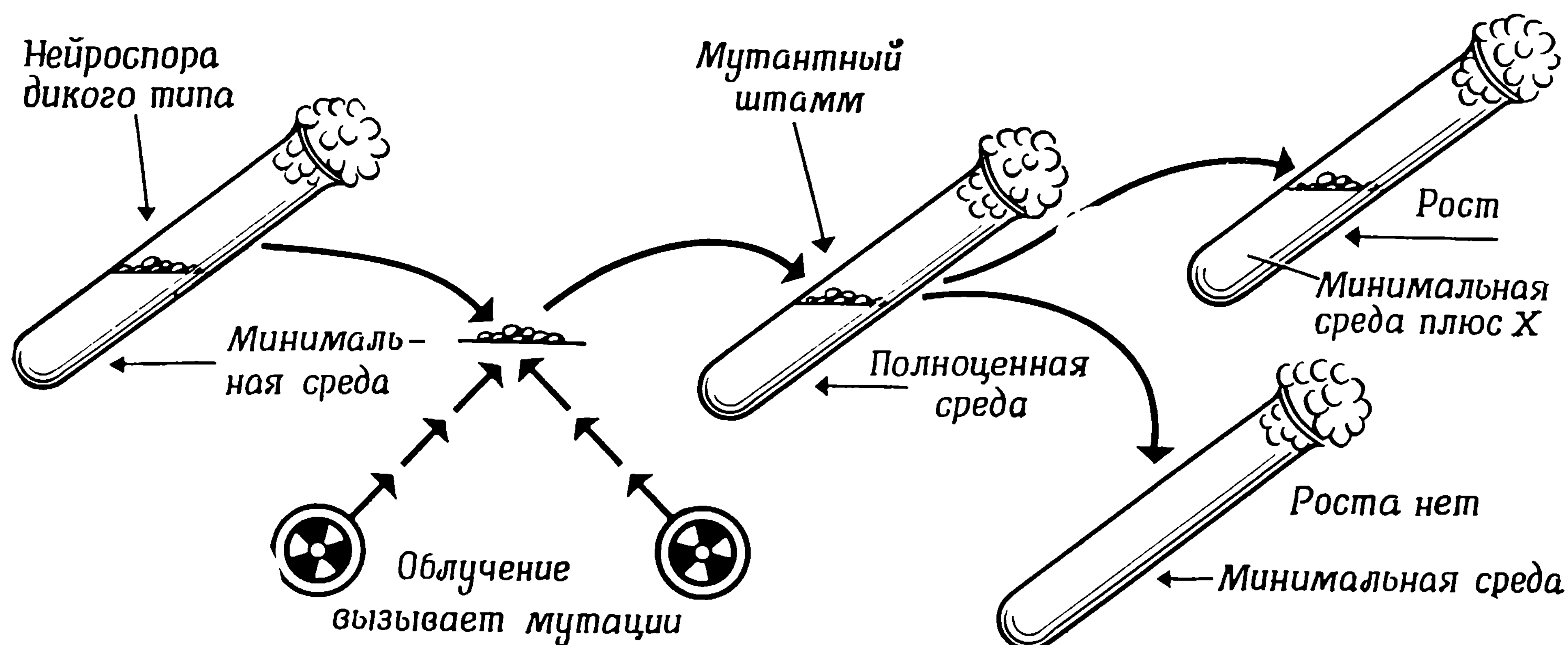


Рис. 111. Получение мутантных штаммов *Neurospora* с помощью рентгеновских лучей.

Возникающие мутанты могут расти на полной среде, но не растут на минимальной среде; однако они способны расти на минимальной среде, к которой добавляется одно определенное вещество (в разных случаях различное).

тирозины — фермента, превращающего тирозин в ДОФА. Ген альбинизма *a* не продуцирует фермент тирозиназу, тогда как его нормальный аллель *A* продуцирует ее.

Первые попытки установить связь между действием гена и определенной ферментативной реакцией были предприняты при изучении наследования окраски цветков, так как их специфические пигменты можно выделить и исследовать. Такую же связь между специфическими генами и специфическими ферментативными реакциями в синтезе пигментов можно было установить, изучая наследование окраски шерсти у млекопитающих и глаз у насекомых. Большие успехи в этой области были сделаны в 1941 году, когда Дж. Бидл и Э. Татум начали изучать мутации плесневого гриба нейроспоры, так или иначе нарушающие нормальное течение синтеза веществ, необходимых для роста этого гриба. Обычная нейроспора («дикий тип») нуждается в качестве исходного материала лишь в сахаре, солях, неорганическом азоте и биотине. Смесь этих веществ служит так называемой *минимальной средой* для нейроспоры дикого типа (рис. 111). Облучение конидий (гаплоидных бесполов спор) рентгеновскими или ультрафиолетовыми лучами приводит к появлению множества мутаций. После облучения плесень помещают на *полную среду* — дрожжевой экстракт, содержащий все известные аминокислоты, витамины, пурины, пиримидины и т. п. На ней каждый мутант с измененными пищевыми потребностями может жить и размножаться. Затем некоторое количество облученных нейроспор помещают на ми-

нимальную среду. Если они не способны на ней расти, то это означает, что произошла мутация, нарушившая синтез какого-то вещества, необходимого для роста. После этого методом проб и ошибок, добавляя в минимальную среду те или иные вещества группами или порознь, определяют, какого именно вещества не хватает. В каждом случае генетический анализ свидетельствует о том, что полученный в результате облучения мутантный штамм отличается от нормального, дикого, штамма лишь одним геном, а химические опыты показывают, что достаточно добавить в минимальную среду одно химическое соединение, чтобы мутантный штамм стал расти нормально.

Бидл и Татум заключили из этого, что каждый нормальный ген продуцирует один определенный фермент, контролирующий одно из звеньев в биосинтезе данного химического соединения; мутантный же ген не продуцирует этого фермента, и тогда приходится добавлять в питательную среду продукт нарушенной реакции. В некоторых случаях удалось показать, что соответствующий фермент можно выделить из клеток нормальной нейроспоры, но нельзя выделить его из клеток мутантного штамма. Процесс синтеза любого вещества складывается из ряда звеньев, в каждом из которых участвует фермент, контролируемый геном. О том, каково минимальное число этих звеньев, можно судить по числу различных мутаций, нарушающих процесс синтеза данного вещества.

У человека аналогичные зависимости между геном, ферментом и биохимической реакцией

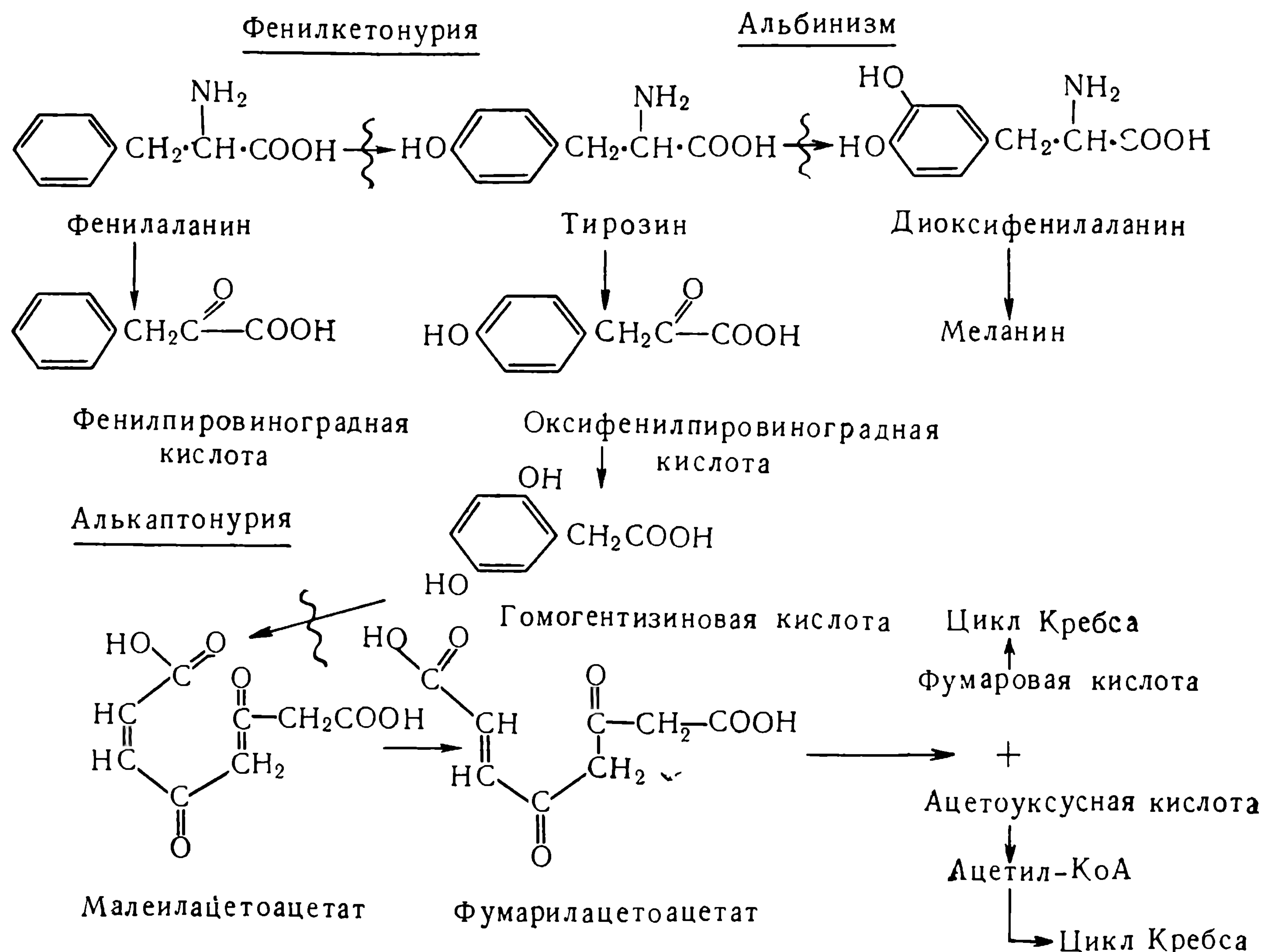


Рис. 112. Пути обмена фенилаланина и тирозина.

Мутации, которые препятствуют образованию ферментов, катализирующих каждую из этих ступеней, могут привести к «врожденным нарушениям метаболизма» (фенилкетонурия, альбинизм, алкаптонурия).

были впервые описаны в 1908 году врачом А. Гарродом. *Алкаптонурия* — состояние, обусловленное одним рецессивным геном и проявляющееся в том, что моча больного, если ее выставить на воздух, чернеет, так как она содержит гомогентизиновую кислоту. В тканях здоровых людей имеется фермент, окисляющий эту кислоту, так что она выделяется в виде двуокиси углерода и воды (рис. 112). У больных алкаптонурией этот фермент отсутствует, так как у них нет соответствующего гена; вследствие этого гомогентизиновая кислота накапливается в тканях и в крови и поступает в мочу. Гаррод назвал алкаптонурию и сходные с ней состояния, такие, как, например, *фенилкетонурия* и *альбинизм*, «врожденными нарушениями метаболизма».

74. УПРАВЛЕНИЕ СИНТЕЗОМ БЕЛКОВ; КОНЦЕПЦИЯ ОПЕРОНА

Судя по данным разнообразных экспериментальных исследований, гены обычно не действуют все время в полную силу, с тем чтобы непрерывно синтезировались все существующие

в клетке ферменты. В нормальных условиях деятельность каждого гена, по-видимому, в большей или меньшей степени *репрессирована* (подавлена); если же в результате того или иного изменения среды возникает потребность в каком-либо ферменте, то происходит *дерепрессия* гена и усиление синтеза нужного фермента. Полная дерепрессия одного гена может привести к синтезу огромного количества фермента, которое может составить 5—8% суммарного содержания всех белков в клетке. Если бы образование всех ферментов происходило в таком невероятном темпе, это привело бы к полному расстройству метаболизма. Таким образом, явления репрессии и дерепрессии генов, по-видимому, необходимы, чтобы обеспечивать усиление или ослабление синтеза того или иного фермента в ответ на изменение потребности в данном ферменте.

Одноклеточные организмы и клетки многоклеточных организмов могут сильно различаться между собой по числу имеющихся у них ферментов и по количеству того или иного фермента, содержащегося в одной клетке. Поэтому должен существовать какой-то механизм, ре-

гулирующий количество каждого фермента, синтезируемое в данной клетке в данный момент. Скорость синтеза белка, вероятно, контролируется отчасти генетическим аппаратом, а отчасти — факторами внешней среды. Большая часть данных о регуляции синтеза белка в клетке получена в исследованиях на микроорганизмах, в частности на кишечной палочке (*Escherichia coli*).

На основании данных о длине хромосомы *E. coli* и приближенной оценки, согласно которой один ген содержит в среднем около 1500 пар нуклеотидов (и кодирует полипептидную цепь из 500 аминокислот), было вычислено, что гены *E. coli* кодируют от 2000 до 4000 различных полипептидов. Полагают, что для роста *E. coli* на глюкозе требуется около 800 различных ферментов, из которых одни необходимы в больших, а другие — в малых количествах.

Клетки *E. coli*, растущие на глюкозе, содержат очень мало фермента β -галактозидазы. Но если единственным источником углерода служит лактоза, то клеткам требуется β -галактозидаза, чтобы расщеплять лактозу на глюкозу и галактозу. В этих условиях β -галактозидаза составляет примерно 3% всего клеточного белка: в каждой клетке содержится, вероятно, около 3000 молекул фермента, т. е. по крайней мере в 1000 раз больше, чем в клетках, растущих на глюкозе. Столь же резко усиливается при наличии в среде лактозы синтез двух других ферментов — *галактозидпермеазы* и *галактозидтрансацилазы*. Вещество, которое подобно лактозе, вызывает увеличение количества какого-либо фермента, называют *индуктором*, и ферменты, реагирующие на индукторы, — *индуцируемыми ферментами*.

Клетки *E. coli*, растущие на среде без аминокислот, содержат весь набор ферментов для синтеза всех 20 (или около того) аминокислот, которые необходимы для построения белковых молекул. Добавление к питательной среде одной или нескольких аминокислот ведет к резкому уменьшению количества ферментов, необходимых для биосинтеза этих аминокислот. Ферменты, количество которых уменьшается под действием конечного продукта какой-либо цепи биосинтетических реакций (например, определенной аминокислоты), называют *репрессируемыми ферментами*, а низкомолекулярное вещество (в данном случае аминокислоту), вызывающее репрессию, — *корепрессором*.

Как индукция, так и репрессия ферментов — адаптивные явления, по-видимому, имеющие значение для выживания бактерий: ведь синтез ряда ненужных в данное время ферментов был

бы напрасной тратой энергии и материала. Реакции на индукторы и корепрессоры не относятся к типу «все или ничего», подобно распространению нервного импульса или сокращению мышечного волокна; промежуточные условия среды могут вызывать образование промежуточных количеств фермента.

Различия в количестве того или иного специфического белка у бактерий бывают обычно обусловлены различиями в скорости его синтеза, а не различной его стабильностью или скоростью расщепления. Скорость синтеза в свою очередь регулируется содержанием информационной РНК в клетке. Жакоб и Моно высказали предположение, что количество эффективной РНК-матрицы для данного фермента контролирует особая белковая молекула, блокирующая синтез информационной РНК и получившая название *репрессора*; согласно этой гипотезе, синтез белков-репрессоров определяют специальные гены, называемые *генами-регуляторами*. Из *E. coli* был выделен репрессор β -галактозидазы, оказавшийся белком с молекулярной массой около 150 000. Было вычислено, что одна клетка содержит в среднем около 10 молекул этого белка.

Принято считать, что репрессоры блокируют синтез специфических белков, присоединяясь к соответствующим участкам ДНК и препятствуя их транскрипции, т. е. образованию информационной РНК. Однако возможна другая альтернатива: репрессор соединяется с молекулой информационной РНК и препятствует ее прикреплению к рибосоме, тем самым повышая вероятность ее ферментативного расщепления.

Если бы гены-регуляторы все время вызывали синтез репрессоров, то образование информационной РНК было бы всегда подавлено. Поэтому необходимо сделать дальнейшее допущение, а именно что репрессоры могут существовать либо в активной, либо в неактивной форме, в зависимости от того, с какой из специфических небольших молекул они связаны — с индуктором или с корепрессором. Присоединение индуктора ведет к инактивации репрессора. Например, присоединение лактозы блокирует репрессор и таким образом создает возможность синтеза фермента.

В случае соединения репрессора с корепрессором, например с аминокислотой, число активных молекул репрессора увеличивается. Присоединяясь к ДНК, они затрудняют ее транскрипцию и уменьшают число синтезируемых молекул информационной РНК, служащих матрицей для синтеза данного фермента. Предполагают, что репрессоры соединяются со спе-

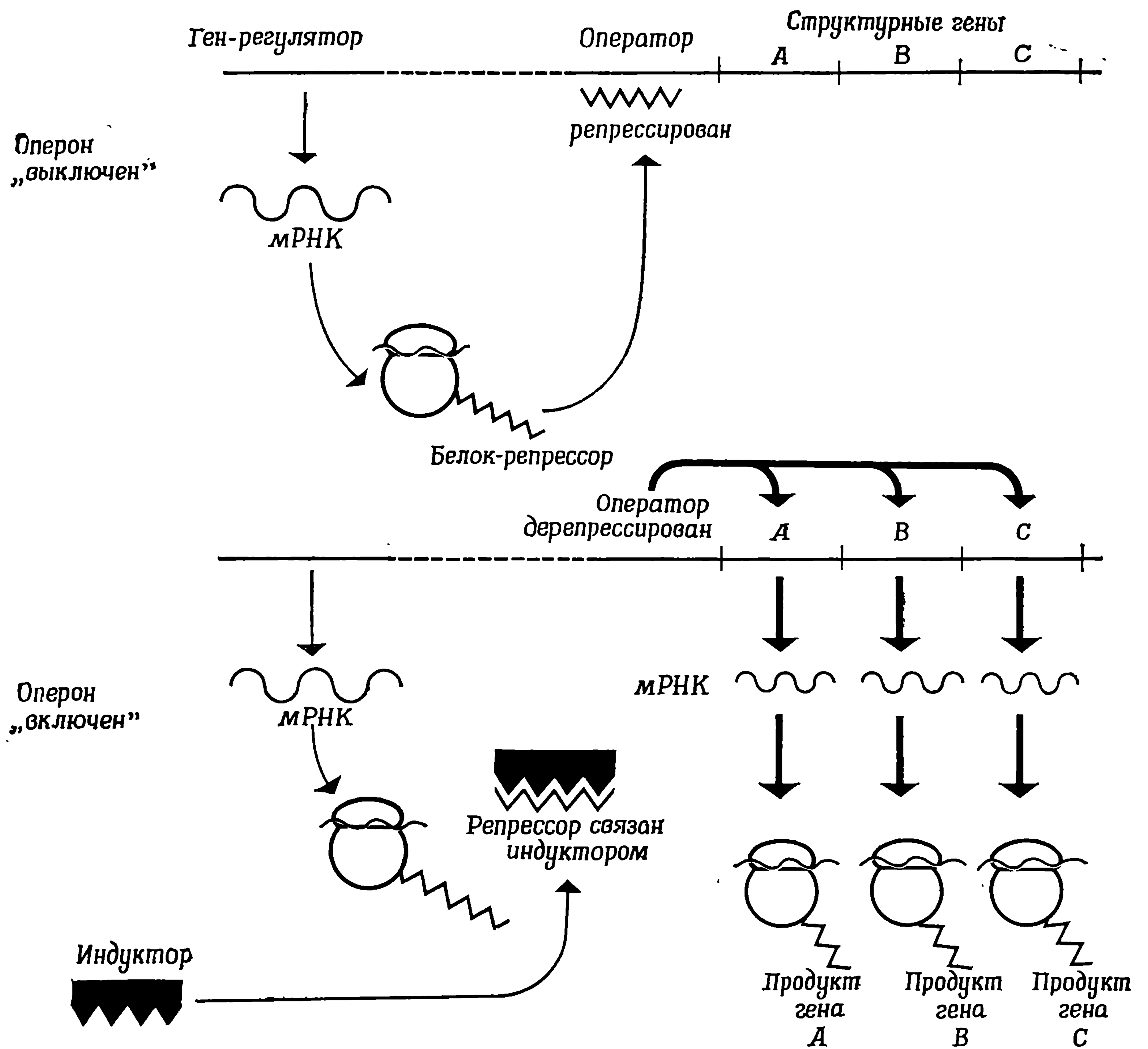


Рис. 113. Регулирование транскрипции генов (гипотетическая схема).

Вверху: ген-регулятор продуцирует информационную РНК, которая служит матрицей для синтеза белка-репрессора; репрессор подавляет активность оператора и тем самым препятствует транскрипции структурных генов. Внизу: информационная РНК, синтезированная геном-регулятором, по-прежнему вызывает образование белка-репрессора, но этот белок связывается индуктором; таким образом, ген-оператор теперь дерепрессирован, что ведет к транскрипции структурных генов А, В и С и к синтезу белковых продуктов этих генов.

цифическими индукторами или корепрессорами при помощи слабых, например водородных, связей (рис. 113).

Имеются экспериментальные данные о том, что изменения количеств двух или нескольких ферментов координированы; это позволяет предполагать, что эти ферменты находятся под контролем одной и той же репрессорной системы. Следовательно, один репрессор может регулировать образование информационной РНК для нескольких ферментов (*координированная репрессия*). Часто, хотя и не всегда, при построении генетической карты оказы-

вается, что гены таких ферментов расположены в хромосоме очень близко друг к другу и что код для их синтеза, возможно, передается одной молекулой информационной РНК.

Группу генов, транскрибируемых на одну молекулу информационной РНК и находящихся под контролем одного общего репрессора, Жакоб и Моно назвали *опероном*. Вначале полагали, что все гены, контролируемые одним репрессором, должны располагаться на хромосоме вместе, но позже обнаружили случаи, когда гены, разделенные на карте большими

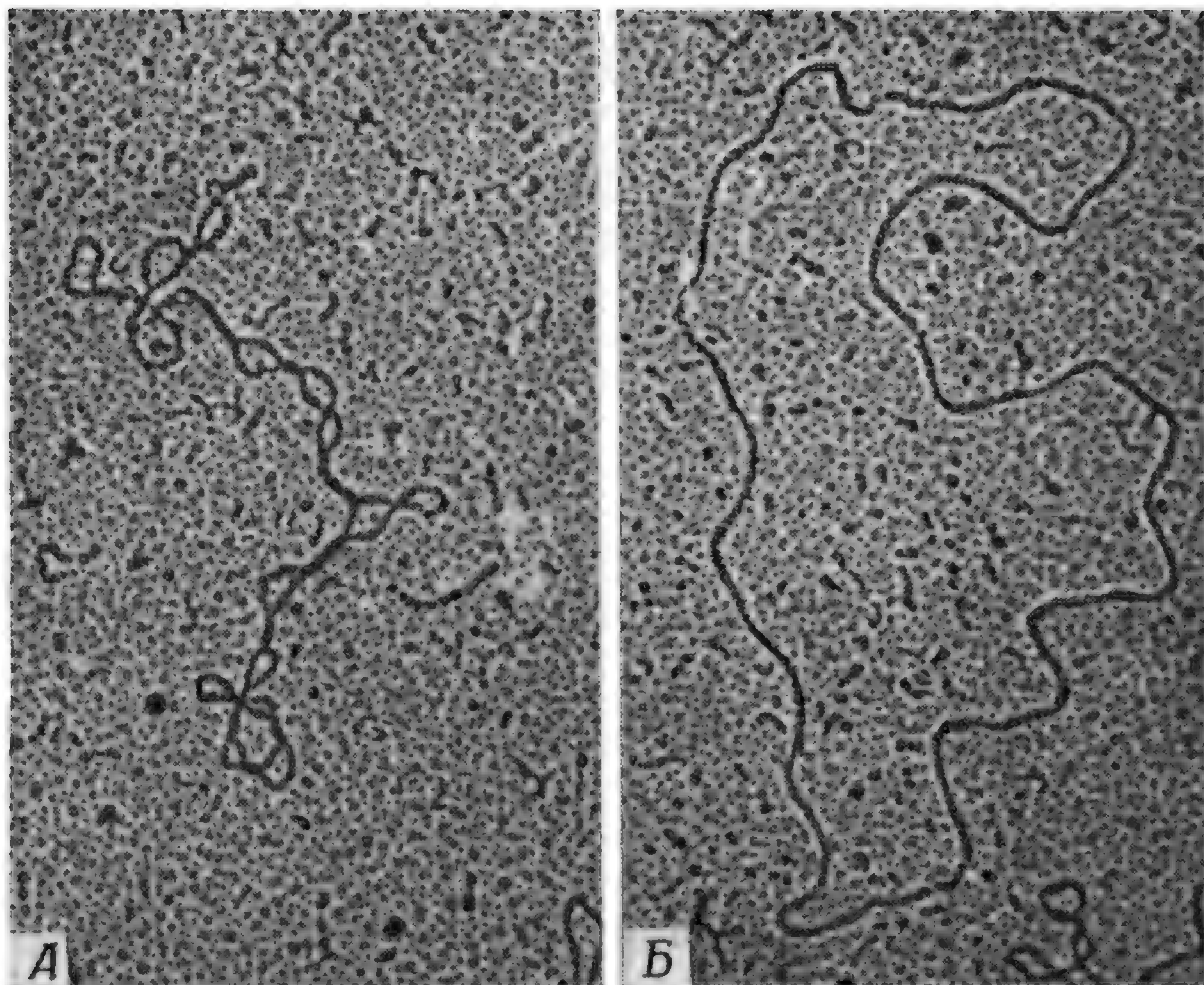


Рис. 114. Электронные микрофотографии молекул ДНК, выделенных из митохондрий печеночных клеток крысы.

А. Молекула в форме скрученного кольца. Б. Молекула в форме расправленного кольца.

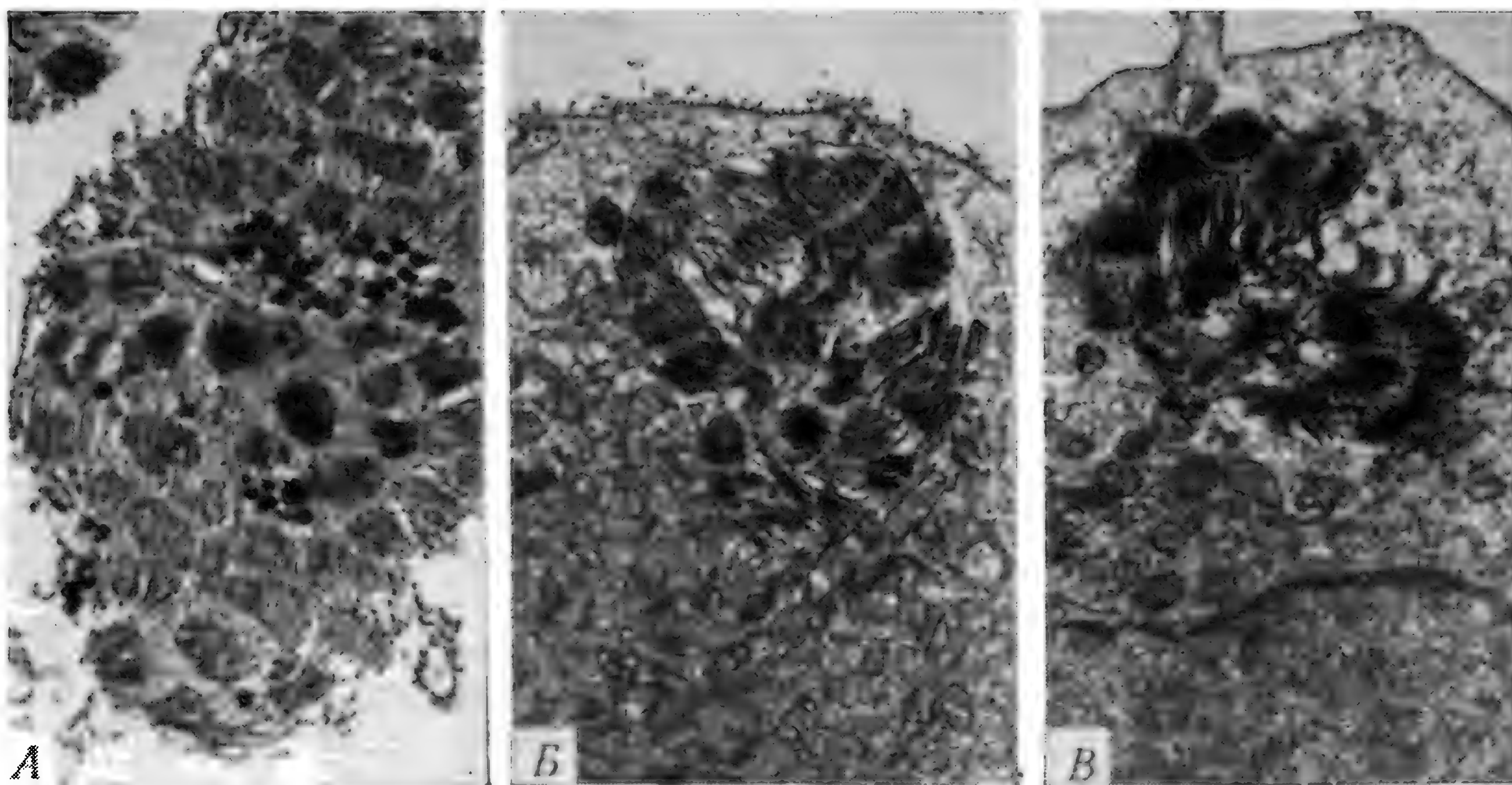


Рис. 115. Электронные микрофотографии хлоропластов шпината, которые были фагоцитированы клетками мышцы в клеточной культуре, но сохранили свою структурную целостность ($\times 12\,000$).

расстояниями, по-видимому, инактивируются одним и тем же репрессором.

Для того чтобы объяснить, как регулируется деятельность оперона в целом, был постулирован еще один элемент системы — *ген-оператор*. Предполагается, что оператор находится рядом с другими генами оперона и представляет собой участок ДНК, который связывает активные молекулы репрессора, что препятствует синтезу информационной РНК генами оперона. При отсутствии активных репрессоров гены оперона доступны для транскрипции и на них синтезируется информационная РНК, что приводит к синтезу фермента на рибосомах. При отсутствии гена-оператора репрессор не может подавлять синтез информационной РНК и соответствующий фермент вырабатывается все время. Возможно, что оператор содержит какой-то код, указывающий, что РНК-полимераза должна начинать транскрипцию ДНК именно с той точки, где начинается оперон.

Возникает мысль, что если существуют гены-регуляторы, то их транскрипция также должна каким-то образом регулироваться, чтобы синтез репрессоров находился под контролем. Однако невозможно представить себе бесконечную цепь различных репрессоров, из которых каждый предшествующий подавляет синтез последующего; либо какой-то репрессор должен обладать способностью подавлять свой собственный синтез, либо подобной регуляции синтеза репрессоров не существует.

В целом управляющий механизм, постулированный Жакобом и Моно в результате изучения β -галактозидазы у *E. coli*, можно кратко описать следующим образом. Помимо структурных генов, содержащих код для синтеза специфических белков, существуют еще гены-регуляторы с кодами для синтеза «репрессоров»; репрессоры могут находиться в активном или неактивном состоянии в зависимости от того, связаны ли они с индуктором или с корепрессором; активные репрессоры присоединяются к определенным участкам ДНК — операторам — и блокируют транскрипцию примыкающих к ним структурных генов. Смежные структурные гены, контролируемые одним репрессором, составляют так называемый оперон.

Имеются убедительные данные о том, что у *E. coli* и у других организмов на синтез многих белков не оказывают влияния такие факторы, как корепрессоры и индукторы; по-видимому, соответствующие гены либо не имеют операторов, либо их операторы все время находятся во «включенном» состоянии.

75. ВНЕЯДЕРНАЯ ПЕРЕДАЧА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Еще в начале XX века было известно, что некоторые признаки, по-видимому, передаются потомству не обычными ядерными генами, а с помощью какого-то механизма, связанного только с цитоплазмой. Такие признаки наследуются исключительно по материнской линии, так как зигота получает цитоплазму только от яйцеклетки, но не от сперматозоида.

В настоящее время имеются четкие данные о том, что не всю генетическую информацию передает ядерная ДНК; ДНК содержится также в митохондриях и пластидах, в частности в хлоропластах (рис. 114). Около 2% ДНК клеток печени находится в митохондриях. Митохондриальная ДНК подвержена мутациям, которые приводят к изменениям последовательности аминокислот в структурных белках митохондрий. Нэсс и Нэсс обнаружили в митохондриях клеток курицы волокнистые образования, исчезающие после обработки дезоксирибонуклеазой. Митохондрии содержат ДНК-полимеразу, с помощью которой осуществляется репликация митохондриальной ДНК; они содержат также ДНК-зависимую РНК-полимеразу и способны синтезировать РНК.

ДНК, содержащейся в одной митохондрии из бычьего сердца, достаточно для построения спирали с молекулярной массой $3 \cdot 10^7$; однако митохондриальная ДНК представлена несколькими молекулами, каждая из которых замкнута в кольцо с молекулярной массой $1 \cdot 10^7$. Репликация этой ДНК протекает совершенно независимо от ядерной ДНК. Митохондриальная ДНК синтезируется и расщепляется быстрее, чем ядерная. Она содержит информацию для построения некоторых, но не всех митохондриальных белков; синтез остальных белков контролируется ядерными генами.

Пластиды, в том числе хлоропласты, тоже содержат ДНК и РНК; подобно митохондриям, они способны к независимому росту и делению, а также к синтезу специфических белков.

Одноклеточная водоросль эвглена (*Euglena*), обычно имеющая хлоропласты, может жить и без них, если снабжать ее надлежащими питательными веществами. У эвглены, утратившей хлоропласты, никогда не образуются новые хлоропласты; но если в ее клетку снова ввести эти органеллы, то они будут делиться и переходить во все дочерние клетки. Если пересадить эвглене дикого типа хлоропласты от мутантного штамма, отличающиеся по своему

строению от обычных, они тоже будут делиться и передаваться потомству. Это служит убедительным доказательством того, что структура хлоропластов находится, по крайней мере отчасти, под контролем генетического материала (ДНК), содержащегося в них самих.

В 1969 году М. Нэсс показала, что клетки млекопитающих, выращиваемые в культуре, способны захватывать путем фагоцитоза хлоропласты, выделенные из листьев шпината. Захваченные клеткой хлоропласты выживали на протяжении 6 и более клеточных делений

(6 дней и больше) и сохраняли свою структурную целостность (рис. 115). В надлежащее время они делились и распределялись случайным образом между дочерними клетками. Хлоропласты, фагоцитированные клетками мыши, можно было снова выделить спустя несколько дней, причем они сохраняли способность по крайней мере к некоторым из реакций фотосинтеза — к связыванию углекислоты и фотохимическому восстановлению дихлорфенолиндофенола; ДНК этих вторично выделенных хлоропластов все еще находилась в высокомолекулярной форме.

ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

ГЛАВА VIII

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

76. ОСНОВЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

Наследственная информация передается от одного поколения другому многими тысячами генов, содержащимися в ядре каждой яйцеклетки и каждого сперматозоида. В каждом гене заключен код для синтеза одного определенного белка. Упорядоченность процесса наследования и возможность предсказывать особенности еще не родившихся потомков обусловлены тем, что единицы наследственности — гены — объединяются в *хромосомы*, в которых они располагаются в определенном порядке. Каждая клетка содержит по две хромосомы каждого типа, а значит, и каждый ген представлен в ней дважды. Благодаря строгой упорядоченности митотического процесса каждая дочерняя клетка также получает по две хромосомы каждого типа и по два полных набора генов. Исключение составляют только те клеточные деления, в результате которых образуются гаметы — яйцеклетки и сперматозоиды. При этих делениях члены каждой пары хромосом расходятся и попадают в разные клетки, так что зрелые яйцеклетки и сперматозоиды содержат только по одной хромосоме каждого типа и по одному набору генов. При оплодотворении, когда две половые клетки сливаются, каждая из них

вносит по одному набору хромосом, и таким образом парность хромосом восстанавливается; каждый ген теперь снова представлен в клетке дважды. Эти простые факты лежат в основе всех явлений, описываемых классической менделевской генетикой. При образовании гамет два члена каждой пары генов расходятся в разные клетки, а при оплодотворении в результате объединения набора генов яйцеклетки с набором генов сперматозоида возникает новое сочетание генов, определяющее развитие признаков у потомства. У большинства организмов число пар хромосом довольно велико (у человека, например, 23 пары хромосом), и гены, лежащие в данной паре хромосом, при образовании гамет расходятся независимо от генов, находящихся в остальных хромосомах.

Между геном и признаком, который он определяет, может быть простое однозначное соответствие; в других случаях один ген может участвовать в определении нескольких или многих признаков, затрагивающих различные части организма, или, наконец, несколько генов могут совместно регулировать проявление какого-нибудь одного признака. Как вы уже знаете из гл. VII, ген — это молекула ДНК, двойная спираль из нуклеотидов, в последовательности которых записана генетическая ин-

формация с помощью триплетного кода. Информация, заключенная в каждом гене, «считывается» и используется для синтеза специфического белка. Наличие в организме этого белка, например фермента, создает химическую основу для проявления определенного признака.

77. РАЗВИТИЕ ГЕНЕТИКИ

Сущность законов, определяющих черты сходства и различия между родственными индивидуумами и составляющих основу научной генетики, стала понятна лишь в XX веке. Однако уже с давних пор люди знали, что «подобное рождает подобное», и выводили новые породы овец, крупного рогатого скота, лошадей, новые сорта пшеницы, роз и других растений и животных, обладавшие определенными желательными свойствами.

В XVIII и XIX веках делалось немало попыток выяснить, как передаются признаки из поколения в поколение. Одно важное открытие сделал в 1760 году ботаник Кёльрейтер, который скрещивал два вида табака, перенося пыльцу одного вида на пестики другого вида. Растения, полученные из гибридных семян, имели признаки, промежуточные между признаками обоих родителей. Кёльрейтер сделал из этого логичный вывод, что родительские признаки передаются как через пыльцу (семенные клетки), так и через семяпочки (яйцеклетки). Однако ни ему, ни его современникам, занимавшимся гибридизацией растений и животных, не удалось раскрыть природу механизма наследственности; отчасти это объясняется тем, что в те времена еще не были известны цитологические основы этого механизма, но главным образом тем, что ученые пытались изучать наследование *всех* признаков растений одновременно.

Основные законы генетики впервые открыл чешский ученый Грегор Мендель, который занимался скрещиванием различных сортов гороха. Он достиг успеха потому, что изучал наследование отдельных контрастирующих признаков, подсчитывал число потомков каждого типа и вел тщательные записи всех своих скрещиваний. Знакомство с основами математики позволило ему интерпретировать полученные данные и выдвинуть гипотезу о том, что каждый признак определяется двумя наследственными факторами.

Мендель разводил различные сорта гороха, скрещивал их и наблюдал наследование семи пар четко контрастирующих признаков: желтой или зеленой окраски семян, гладкой или

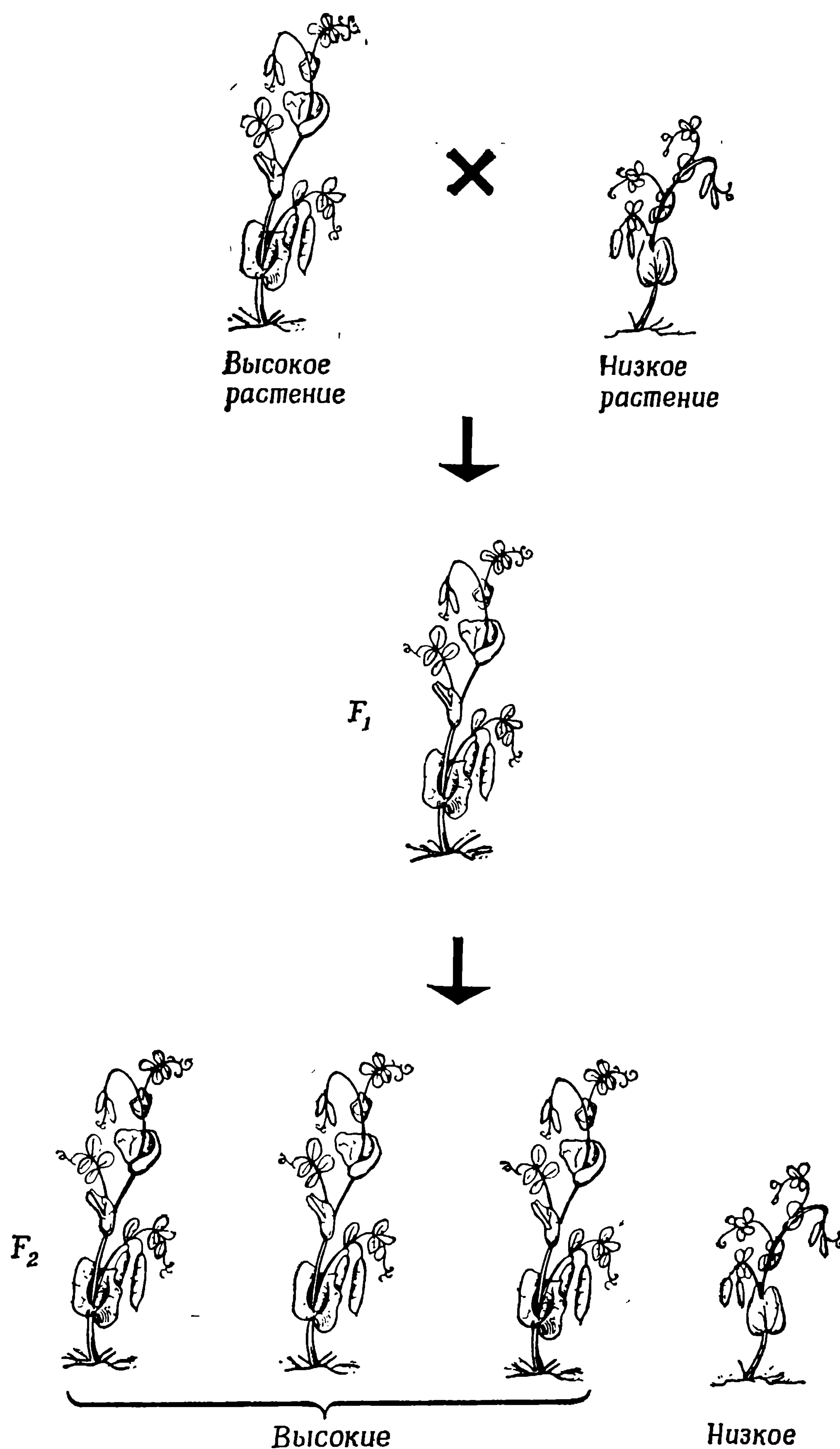


Рис. 116. Схема одного из скрещиваний, проведенных Грегором Менделем.

При скрещивании высокого растения гороха с низким было получено потомство, состоявшее из одних только высоких растений. Однако в следующем поколении, полученном в результате перекрестного опыления этих потомков, снова появились как высокие, так и низкие растения в соотношении примерно 3: 1.

морщинистой кожуры семян, зеленых или желтых бобов и т. п. Подсчет потомков различного типа позволил ему обнаружить в наследовании признаков закономерности, ускользавшие от внимания его предшественников. Всякий раз, когда он скрещивал растения с двумя различными признаками (например, с желтыми и с зелеными семенами), все растения первого поколения гибридов (F_1) были сходны с одним из родителей. Второе поколение гибридов

ТАБЛИЦА 9

Результаты, полученные Менделем в опытах с садовым горохом

Признаки родителей	Первое поколение	Второе поколение	Отношение
Желтые семена×зеленые семена	Все желтые	6022 желтых:2001 зеленых	3,01:1
Гладкие семена×морщинистые се- мена	Все гладкие	5474 гладких:1850 морщинистых	2,96:1
Зеленые стручки×желтые стручки	Все зеленые	428 зеленых:152 желтых	2,82:1
Высокие стебли×низкие стебли	Все высокие	787 высоких:277 низких	2,84:1
Пазушные цветки×концевые цветки	Все пазушные	651 пазушных:207 концевых	3,14:1
Вздутые бобы×бобы с перетяжкой	Все вздутые	882 вздутых:299 с перетяжкой	2,95:1
Красные цветки×белые цветки	Все красные	705 красных:224 белых	3,15:1

(F_2) состояло из особей двух типов, соответствовавших двум родительским формам. Подсчитывая растения F_2 , Мендель обнаружил, что численное соотношение между этими двумя типами равно приблизительно 3:1 (табл. 9). Например, при скрещивании высоких растений с низкими (рис. 116) все потомство F_1 имело высокий стебель, а от скрещивания двух растений F_1 было получено потомство F_2 , в котором были растения обоих типов — 787 высоких и 277 низких. Очевидно, в первом гибридном поколении наследственный фактор (ген), определявший низкий рост, находился в скрытом состоянии, был как бы подавлен геном высокого роста. Факторы, подобные гену высокого роста, Мендель назвал *доминантными*, а такие, как ген низкого роста, — *рецессивными*.

Установив, что скрещивание двух растений F_1 дает потомство F_2 с соотношением доминантных и рецессивных форм 3:1, Мендель пришел к выводу, что каждое растение должно содержать два наследственных фактора, тогда как каждая яйцеклетка или семенная клетка содержит только по одному такому фактору. Высокие растения F_1 тоже имели два наследственных фактора — ген высокого роста и ген низкого роста, но первый из них «доминировал», и поэтому все растения были высокого роста. Однако при образовании у этих растений половых клеток ген высокого роста (обозначим его T) отделялся от гена низкого роста (t), так что половина яйцеклеток и половина мужских половых клеток содержала один из этих генов, а вторая половина — другой. Случайное оплодотворение яйцеклеток спермиями приводило к четырем различным комбинациям генов: TT , tt , Tt и tT (или $2Tt$, так как последние две комбинации равнозначны). Ген высокого роста (T) доминирует над геном низкого роста (t), поэтому три из этих четырех комбинаций дают высокие растения и только одна комбинация — низкие. (В настоящее время доминант-

ные гены всегда обозначают прописными буквами, а рецессивные — строчными.)

Таким образом, математические способности Менделя позволили ему усмотреть, что отношения 3:1 в потомстве следует ожидать в том случае, если каждое растение содержит не один, а два фактора, определяющих данный признак. Это блестящее умозаключение было полностью подтверждено, когда удалось увидеть хромосомы и выяснить детали митоза, мейоза и оплодотворения.

Мендель сообщил о своих работах на собрании Брюннского общества естествоиспытателей и опубликовал их в трудах этого общества. Значение полученных им результатов не было понято его современниками, и эти исследования не привлекали внимания в течение почти 35 лет.

В 1900 году, после того как стали известны детали процессов митоза, мейоза и оплодотворения, три исследователя — де Фриз в Голландии, Корренс в Германии и Чермак в Австрии — провели ряд экспериментов и независимо друг от друга вторично открыли законы наследственности, описанные ранее Менделем. Позднее, обнаружив статью Менделя, в которой эти законы были ясно сформулированы за 35 лет до них, эти исследователи отдали ему должное, назвав два основных закона наследственности его именем.

В первом десятилетии XX века были проведены эксперименты с самыми разнообразными растениями и животными, а также многочисленные наблюдения, касающиеся наследования признаков у человека, которые показали, что у всех этих организмов наследственность подчиняется тем же основным законам. Было установлено, что описанные Менделем факторы находятся в хромосомах клеточного ядра. Некоторые исследователи изучали наследование признаков у мышей, кроликов, крупного рогатого скота и кур, но излюбленным объектом ге-

нетических экспериментов стала плодовая муха *Drosophila*. Эта маленькая мушка имеет короткий жизненный цикл (от 10 до 14 дней), ее легко разводить в лаборатории и у нее только 4 пары хромосом. В некоторых тканях дрозофилы хромосомы достигают очень крупных размеров, что позволяет исследовать детали их строения под микроскопом. У дрозофилы были найдены и изучены сотни наследственных изменений, касающихся цвета глаз, формы крыльев, числа и расположения щетинок и т. п.

Т. Морган и его сотрудники провели многочисленные эксперименты, позволившие раскрыть генетическую основу определения пола и объяснить ряд необычных форм наследования, при которых передача признака зависит от пола особи (так называемые признаки, сцепленные с полом).

Следующий крупный шаг вперед был сделан в 1927 году, когда Г. Мёллер показал, что, облучая дрозофилу и другие организмы рентгеновскими лучами, можно искусственно вызывать у них изменения генов, т. е. мутации. Это позволило получить множество новых мутантных генов — дополнительный материал для изучения наследственности. Данные о природе мутаций послужили одним из ключей к пониманию природы и строения самих генов.

Позднее, в 40-х годах, началось экспериментальное изучение отношений между генами и ферментами. С этой целью был широко использован другой объект — плесневый гриб *Neurospora*, у которого можно искусственно получать и исследовать ряд биохимических мутаций, связанных с выпадением того или иного специфического фермента. В течение двух последних десятилетий самыми популярными объектами генетических исследований были кишечная палочка (*Escherichia coli*) и некоторые бактериофаги, поражающие эту бактерию. С самого начала XX века наблюдается неослабевающий интерес к наследованию специфических признаков у человека и к наследственной передаче желательных и нежелательных признаков у домашних животных и культурных растений. Опираясь на все более глубокое знание генетических закономерностей, генетики-селекционеры научились почти «по заказу» выводить породы скота, способные выживать в условиях жаркого климата, коров, дающих много молока с высоким содержанием жира, кур, несущих крупные яйца с тонкой скорлупой, сорта кукурузы и пшеницы, обладающие высокой устойчивостью к определенным болезням, и т. д.

78. ХРОМОСОМЫ И ГЕНЫ

Каждая хромосома состоит из центральной нити, именуемой *хромонемой*, вдоль которой расположены четкообразные структуры — *хромеры*. У каждой хромосомы в определенном месте находится так называемая *центромера* — небольшой ясно выраженный округлый участок, регулирующий движение хромосом при клеточном делении. Такую структуру хромосом можно наблюдать только во время деления клетки, в другое же время они имеют вид тонких, темноокрашивающихся нитей, называемых *хроматином*. Исследования показали, что хромосомы существуют в виде отдельных, физиологически и структурно обособленных единиц и в промежутках между двумя последовательными клеточными делениями, хотя у большинства форм их в это время увидеть нельзя.

Когда хромеры были впервые открыты, многие биологи сочли их за *гены* — наследственные факторы, которые, как показали предшествовавшие опыты со скрещиваниями, лежат в хромосомах в линейном порядке. Однако дальнейшие исследования показали, что между хромерами и генами нет взаимнооднозначного соответствия, т. е. каждая хромера не соответствует одному определенному гену. Оказалось, что некоторые хромеры содержат по нескольку генов, а некоторые гены локализованы между хромерами. Значение этих вздутий вдоль хромонемы не вполне ясно.

В каждой клетке любого организма данного вида содержится определенное число хромосом. У человека их 46; следовательно, каждая клетка тела каждого человека содержит в точности 46 хромосом (рис. 117). В клетках многих других видов животных и растений также содержится по 46 хромосом; таким образом, разные виды животных различаются не только по числу хромосом, но также — и главным образом — по природе наследственных факторов, содержащихся в хромосомах. У одного вида круглых червей в каждой клетке имеется лишь по 2 хромосомы, тогда как клетки некоторых ракообразных содержат по 200 хромосом. Наибольшее число хромосом было до настоящего времени найдено у одной радиолярии — микроскопического морского животного; у нее их около 1600. Однако такие крайности встречаются относительно редко, у большинства же видов число хромосом составляет от 10 до 50.

Хромосомы всегда парны; в каждой клетке имеется по две хромосомы каждого сорта. Так, 46 хромосом человека принадлежат к 23 сортам, по две хромосомы каждого сорта. Они отли-

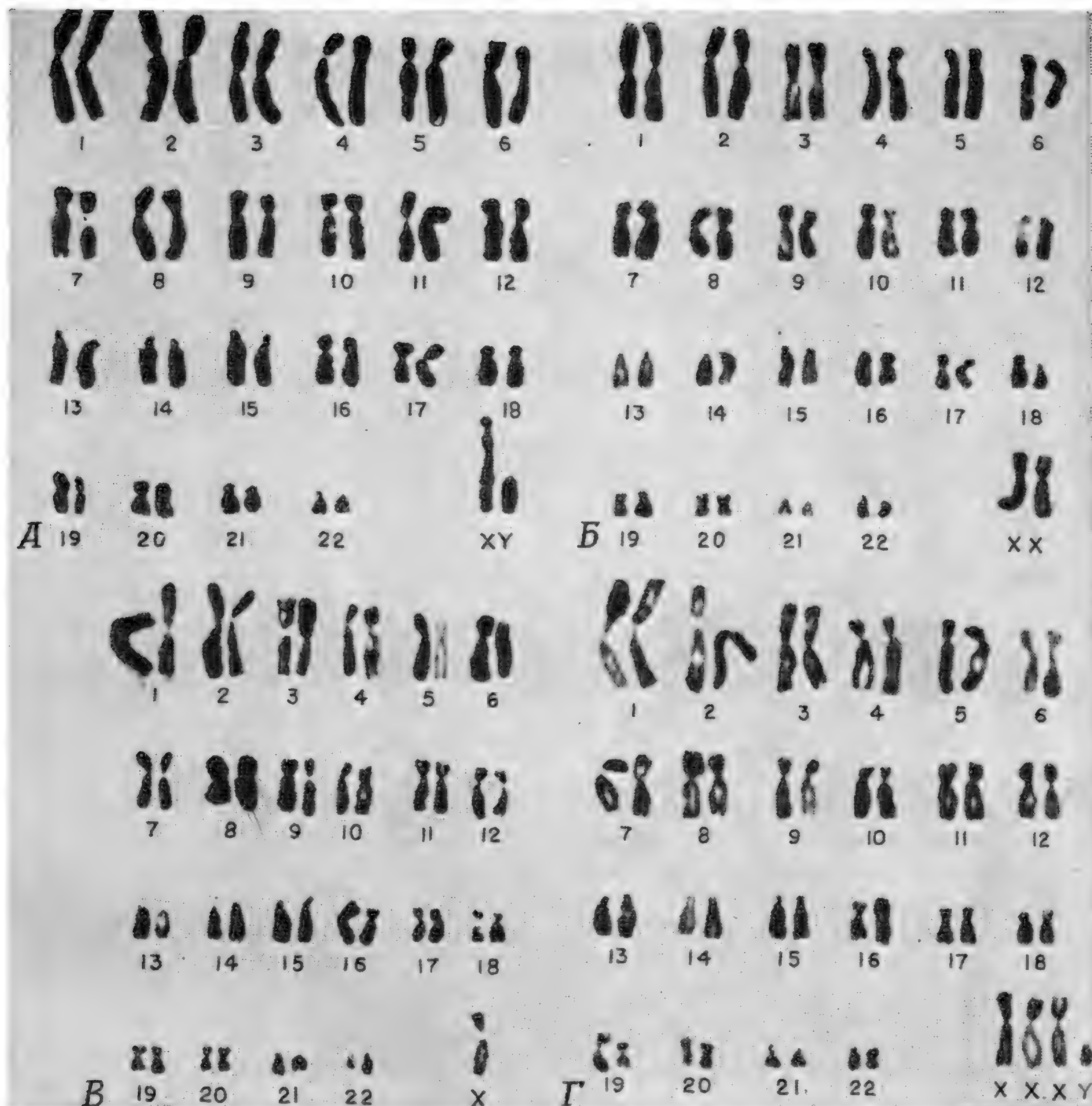


Рис. 117. Хромосомы человека.

А. Хромосомы нормального мужчины (XY). Б. Хромосомы нормальной женщины (XX). В. Хромосомы больного с «дисплазией гонад», или синдромом Тёрнера (XO). Г. Необычный случай синдрома Клайнфельтера (XXXY) с двумя лишними X-хромосомами; в более обычных случаях этого синдрома (XXY) у больного имеется только одна лишняя X-хромосома.

чаются друг от друга по длине, форме и наличию утолщений или перетяжек. У большинства видов эти морфологические различия между хромосомами достаточно ясно выражены, так что цитологи легко различают разные их пары.

79. МИТОЗ

Благодаря строгой упорядоченности процесса клеточного деления каждая дочерняя клетка получает в точности такие же хромосомы, какими обладала материнская клетка, и точно в таком же числе. Если в дочерней клетке в результате какого-то нарушения процесса кле-

точного деления оказалось больше или меньше хромосом, чем было в материнской клетке, то это приводит к заметным отклонениям от нормы, а иногда даже к гибели клетки.

Хотя при микроскопическом исследовании кажется, что на определенном этапе клеточного деления каждая хромосома расщепляется продольно на две половинки, на самом деле исходная хромосома строит свою точную копию непосредственно около себя. Новая хромосома начинает строиться из имеющегося в ядре материала несколько раньше, чем можно наблюдать митотический процесс. Старая и новая хромосомы тождественны как морфологически,

так и функционально и вначале лежат так близко друг к другу, что кажутся единой структурой. Когда начинается клеточное деление и хромосомы укорачиваются, линия раздела между ними становится заметной.

При каждом митозе все 46 хромосом каждой клетки человеческого организма образуют свои точные копии, так что в течение некоторого времени клетка содержит 92 хромосомы. С завершением деления 46 из них оказываются в одной и 46 — в другой дочерней клетке. Такое строго равное распределение хромосом между дочерними клетками обеспечивается с помощью довольно сложного механизма.

Митозом в строгом смысле слова называют разделение ядра на два дочерних ядра, а *цитокинезом* — разделение цитоплазмы с образованием двух дочерних клеток, каждая из которых содержит одно дочернее ядро. Хотя деление ядра и деление цитоплазмы почти всегда хорошо синхронизированы и координированы между собой, тем не менее это два самостоятельных и различных процесса.

Митотическое деление представляет собой непрерывный процесс, каждая стадия которого незаметно переходит в следующую. Однако для удобства описания биологи искусственно разделили митоз на 4 стадии: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 118). Между двумя митозами ядро находится, как говорят, в стадии *покоя*; однако этот «покой» состоит лишь в том, что ядро не делится, метаболиче-

ская же активность его в этот период может быть очень высокой. Митоз — процесс чрезвычайно активный: ни описание, ни схематическое изображение, ни даже препарат делящейся клетки (рис. 119) не могут дать нам представления о том, насколько он активен. Замедленная киносъемка митотического деления наглядно показала чрезвычайную активность этого процесса.

Профаза. В профазе хроматиновые нити начинают конденсироваться и образовывать хромосомы, имеющие вид перепутанного клубка нитей. Вначале хромосома максимально растянута и в ней ясно видны отдельные хромомеры.

Иногда даже удастся увидеть, что хромомеры отличаются одна от другой по величине и форме, и это позволяет различать отдельные хромомеры. Позже хромосомы сокращаются и хромомеры сближаются настолько, что различить каждую из них по отдельности уже нельзя. Каждая из хромосом уже удвоилась во время предшествовавшей интерфазы, еще до начала митоза. Отдельная нить двойной хромосомы называется *хроматидой*; две хроматиды соединены между собой в области *центромеры*, которая остается в единственном числе до метафазы.

В цитоплазме клетки имеется небольшое гранулярное тельце, называемое *центриолью*. В начале профазы центриоль делится, и дочерние центриоли отходят в противоположные

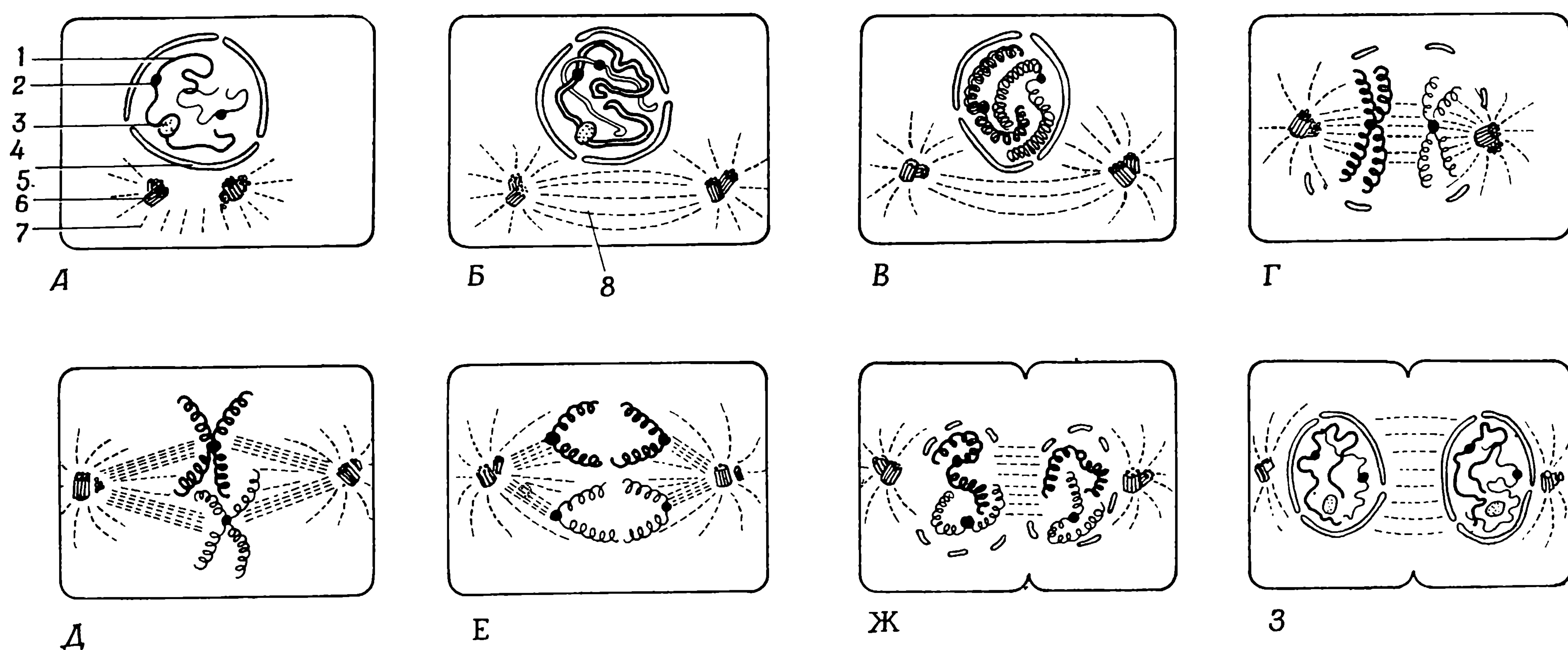


Рис. 118. Схема митотического деления животной клетки с 4 хромосомами (гаплоидное число равно 2).

А. Интерфаза (стадия «покоя»). Б. Ранняя профазы (центриоль разделилась). В и Г. Более поздняя профазы. Д. Метафаза. Е и Ж. Ранняя и поздняя анафаза. З. Телофаза (ядерная оболочка исчезла, началось деление цитоплазмы). 1 — хромосома; 2 — центромера; 3 — ядрышко; 4 — ядро; 5 — ядерная оболочка; 6 — центриоль; 7 — «звезда»; 8 — веретено.

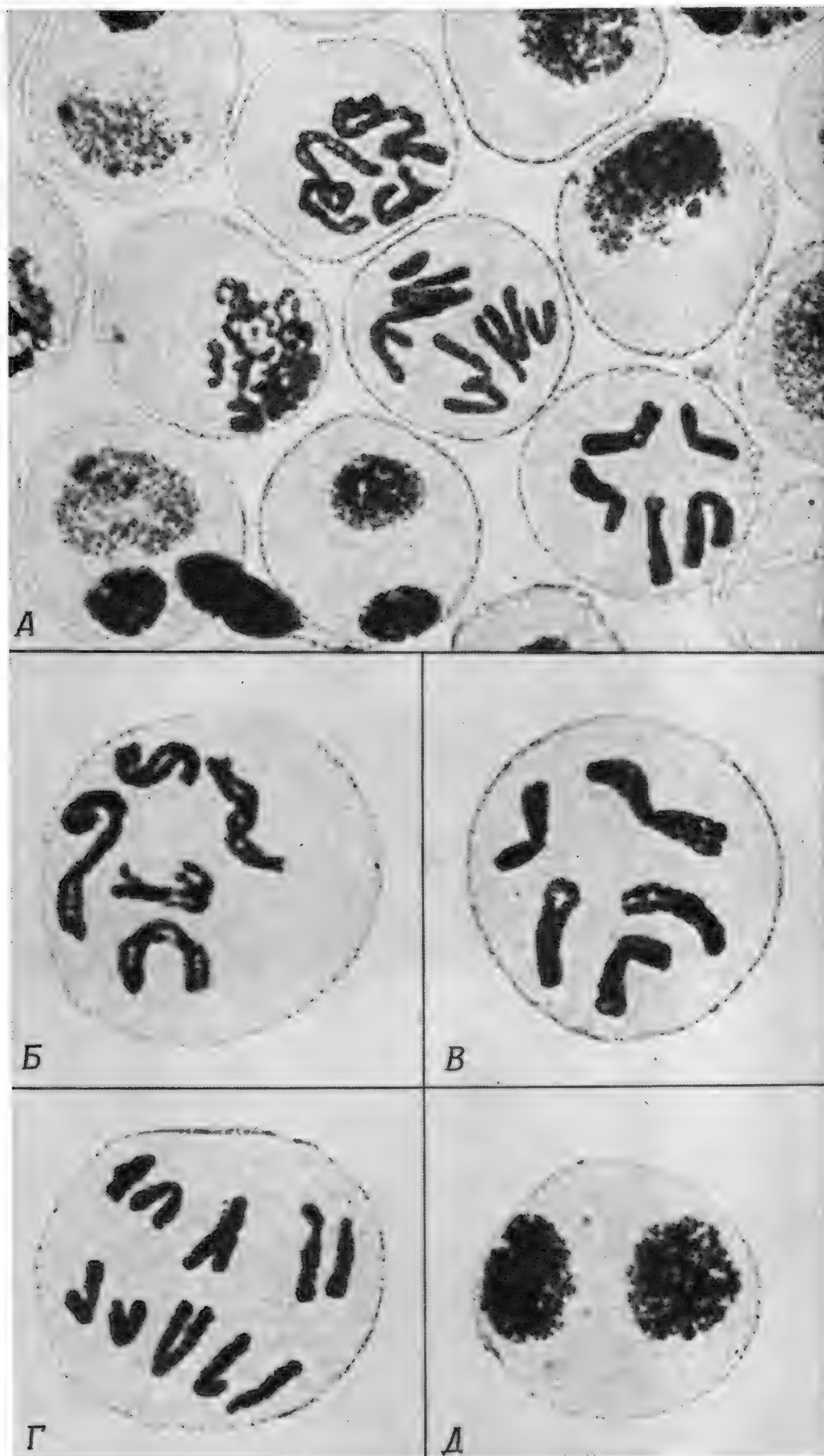


Рис. 119. Митоз в клетках растения *Trillium erectum*.

А. Нормальные клетки микроспор ($\times 1400$).
Б. Поздняя профаза ($\times 2300$). В. Метафаза ($\times 2300$). Г. Анафаза ($\times 2300$). Д. Двухъядерная микроспора (ранняя стадия) ($\times 2000$).

концы клетки. От каждой центриоли отходят тонкие нити в виде лучей, образующие звезду; между центриолями возникает *веретено*, состоящее из ряда протоплазматических нитей, называемых *нитьями веретена*. Эти нити построены из белка, сходного по своим свойствам с сократительными белками мышечных волокон. Они расположены в виде двух конусов, сложенных

основание к основанию, так что веретено оказывается узким у концов, или *полюсов*, около центриолей, и широким в центре, или у *экватора*. Нити веретена протягиваются от экватора к полюсам; они состоят из более плотной протоплазмы ядра. Веретено представляет собой определенную структуру: при помощи микроманипулятора можно ввести в клетку

тонкую иглу и перемещать ею веретено. Веретена, выделенные из делящихся клеток (рис. 120), содержат белок, в основном один вид белка, а также небольшое количество РНК. В то время как центриоли разъединяются и формируется веретено, хромосомы в ядре сокращаются, становятся короче и толще. Если раньше могло быть и не видно, что они состоят из двух элементов, то теперь это ясно заметно.



Рис. 120. Микрофотография изолированных веретен из делящейся клетки зародыша морского ежа. Вверху справа видна метафаза, а внизу — две анафазы.

Метафаза. Когда сокращение хромосом достигает максимальной степени и они превращаются в коротенькие, сильно окрашивающиеся палочковидные тельца, ядерная оболочка исчезает (растворяется) и хромосомы выстраиваются в плоскости экватора образующегося вокруг них веретена (рис. 118). К этому моменту профаза заканчивается; наступает *метафаза* — короткий промежуток времени, в течение которого хромосомы находятся в плоскости экватора. Центромера делится, и хроматиды превращаются в две совершенно обособленные *дочерние хромосомы*. Деление центромеры происходит одновременно во всех хромосомах, и этот процесс регулируется каким-то еще не известным механизмом. Дочерние центромеры начинают расходиться, т. е. начинается анафаза. При делении клеток человека про-

фаза длится от 30 до 60 мин, а метафаза — от 2 до 6 мин. Продолжительность этих стадий значительно варьирует в зависимости от ткани и вида организма.

Анафаза. Выстроившись вдоль экватора, хромосомы тотчас же начинают расходиться, причем к каждому полюсу отходит по одному члену каждой пары, т. е. по одной дочерней хромосоме. Явления, происходящие с момента начала расхождения хромосом и до достижения ими полюсов, составляют анафазу; она продолжается 3—15 мин. Природа механизма, заставляющего хромосомы двигаться к полюсам, точно не известна. Согласно одной из теорий, нити веретена в присутствии АТФ сокращаются и тянут хромосомы к полюсам. Добавляя АТФ к веретенам, выделенным из клеток, готовых к делению, можно заставить их сокращаться. Согласно другому предположению, нити веретена лишь служат как бы направляющими рельсами, по которым скользят хромосомы, перемещаясь к полюсам; само же движение происходит за счет того, что протоплазма, проникшая в просвет между дочерними хромосомами, поглощает воду, разбухает и тем самым расталкивает хромосомы в стороны. Если бы не было нитей веретена, то хромосомы расталкивались бы во все стороны, но благодаря наличию этих нитей один полный набор дочерних хромосом собирается у одного полюса, а другой — у другого. Во время движения к полюсам хромосомы обычно принимают V-образную форму, причем вершина их обращена к полюсу. Центромера располагается у вершины, и, по-видимому, сила, заставляющая хромосому двигаться к полюсу, приложена к центромере. Судя по данным электронной микроскопии (рис. 121), именно здесь прикрепляется волокно веретена. Хромосомы, утратившие центромеру (например, под действием рентгеновских лучей), во время митоза совсем не движутся.

Телофаза. Когда хромосомы достигают полюсов, начинается телофаза. Этот период приблизительно равен профазе и продолжается от 30 до 60 мин. Хромосомы вытягиваются, теряют способность сильно окрашиваться и возвращаются в состояние покоя, при котором видны лишь хроматиновые нити или гранулы; вокруг каждого дочернего ядра образуется ядерная оболочка. На этом завершается деление ядра, называемое также *кариокинезом*; затем происходит деление тела клетки, или *цитокинез*.

При делении животных клеток на их поверхности в плоскости экватора появляется борозда. Эта борозда постепенно углубляется и разделяет цитоплазму на две половины — дочер-

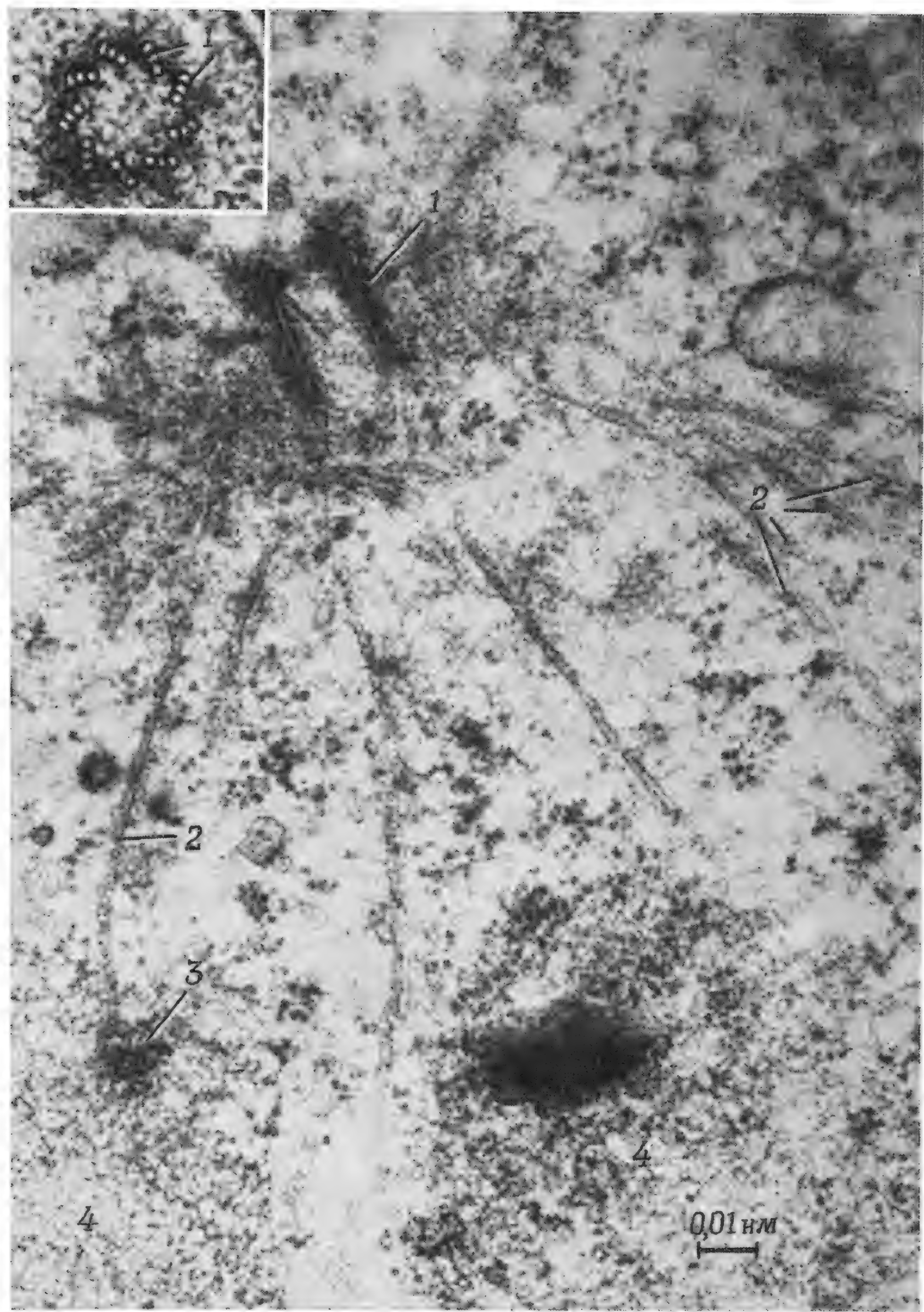


Рис. 121. Электронная микрофотография полярной области клетки в период митоза. Видна одна из центриолей (1). Обратите внимание на трубчатое строение нитей веретена (2), сходящихся к центриоли. Внизу — две хромосомы (4) и одна центромера (3) ($\times 80\,000$). Вверху слева — центриоль в поперечном разрезе; видны 9 групп трубочек, по 3 в каждой.

ние клетки, в каждой из которых имеется по ядру.

В большинстве случаев весь процесс митоза занимает от 1 до 2 ч. У растений деление происходит путем образования так называемой *клеточной пластинки*, разделяющей цитоплазму; она возникает в экваториальной области веретена, а затем растет во все стороны, достигая клеточной стенки. Материал клеточной пластинки вырабатывается эндоплазматической сетью. Затем каждая из дочерних клеток образует на своей стороне клеточной пластинки цитоплазматическую мембрану, и, наконец, на обеих сторонах пластинки образуются целлюлозные клеточные стенки.

Частота митозов в разных тканях и у разных видов резко различна. Например, в красном костном мозге человека, где в каждую секунду образуется 10 млн. эритроцитов, в каждую секунду должно происходить 10 млн. митозов.

В других тканях, например в клетках нервной системы, митозы крайне редки. На ранних стадиях развития организма клеточные деления протекают чрезвычайно быстро и могут происходить каждые 30 мин. Факторы, определяющие ту стадию развития, на которой митотическое деление клеток замедляется и прекращается, пока не известны. В центральной нервной системе клетки в основном перестают делиться уже в первые месяцы после рождения, тогда как в красном костном мозге, в эпителиальной выстилке пищеварительного тракта и в эпителии почечных канальцев они делятся до конца жизни.

Регуляция митоза. Пока еще в точности не известно, какие факторы побуждают клетку к митозу, но считается, что в этом играет роль соотношение объемов ядра и цитоплазмы (ядерно-плазменное отношение). Увеличение объема клетки связано с синтезом белков, нуклеиновых кислот, липидов и других химических компонентов клетки. Эти процессы требуют передвижения веществ через ядерную и цитоплазматическую мембраны в обоих направлениях. Хотя объем шара увеличивается пропорционально *кубу* его радиуса, увеличение его поверхности пропорционально только *квадрату* радиуса. Несмотря на то что клетка обычно не бывает строго шарообразной, эти соотношения для нее действительно, так что по мере роста клетки ее объем увеличивается быстрее, чем ее поверхность или поверхность ее ядра. Поэтому наступает момент, когда поверхность ядра становится недостаточной для обеспечения обмена веществами между ядром и цитоплазмой, необходимого для дальнейшего роста. Деление

клетки сильно увеличивает поверхность как самой клетки, так и ее ядра, не увеличивая их объема; поэтому считается, что фактор, ограничивающий ядерно-плазменное отношение, каким-то образом побуждает клетку к митотическому делению.

Некоторые биологи предположили, что митоз вызывается каким-то гормоном или гормоноподобным веществом. Действительно, в различных клетках дробящегося яйца митозы в течение долгого времени происходят синхронно; возможно, что ими управляет периодически выделяющийся гормон. Даже у взрослых организмов митозы в клетках тканей могут протекать волнами, заставляя предполагать участие в этом какого-то индуктора или гормона. По данным Габерландта, отмирающие клетки могут продуцировать вещество, стимулирующее клеточное деление. В своих опытах он разрезал картофелину пополам и исследовал митозы на краях разреза. Оказалось, что когда он очищал разрезанную поверхность, то митозов было мало, когда оставлял ее неочищенной — их было больше, а когда помещал на нее кашицу из раздавленных клеток картофеля, число митозов резко возрастало. Отсюда он сделал вывод, что поврежденные и убитые клетки картофеля выделяют «*раневые гормоны*», стимулирующие деление клеток и образование рубцовой ткани.

Маршак и Уокер приготовили вытяжку из ядер печеночных клеток крысы и получили из нее две фракции, одна из которых увеличивала, а другая уменьшала скорость деления этих клеток.

Биологическое значение митоза. Процесс митоза обеспечивает строго равномерное распределение хромосом между двумя дочерними ядрами, так что в многоклеточном организме все клетки имеют совершенно одинаковые (по числу и по характеру) наборы хромосом. Хромосомы содержат генетическую информацию, закодированную в ДНК, и поэтому регулярный, упорядоченный митотический процесс обеспечивает также полную передачу всей информации каждому из дочерних ядер; в результате каждая клетка обладает всей генетической информацией, необходимой для развития всех признаков организма. В связи с этим становится понятно, почему одна клетка, взятая из полностью дифференцированного взрослого растения, может при подходящих условиях развиваться в целое растение. Мы описали митоз в диплоидной клетке, но этот процесс протекает сходным образом и в гаплоидных клетках, например в клетках гаметофитного поколения растений.

80. МЕЙОЗ

Постоянство числа хромосом в последовательных поколениях обеспечивает *мейоз* — процесс, происходящий при созревании гамет (яйцеклеток и сперматозоидов), а также при образовании спор у растений. Мейоз по существу состоит из двух клеточных делений, при которых число хромосом уменьшается вдвое, так что гаметы содержат вдвое меньше хромосом, чем остальные клетки организма. Когда при оплодотворении две гаметы соединяются, нормальное число хромосом восстанавливается. При мейозе члены каждой пары хромосом расходятся и попадают в разные дочерние клетки. В результате в каждую гамету попадает по одной и только по одной хромосоме из каждой пары, т. е. один полный набор хромосом. Это осуществляется путем попарного соединения — *конъюгации*, или *синапсиса*, — сходных хромосом и последующего расхождения членов пары, из которых каждый отходит к одному из полюсов. Сходные хромосомы, конъюгирующие в мейозе, называются *гомологичными хромосомами*. Они тождественны по величине и форме, вдоль них расположены одинаковые хромомеры и они содержат сходные наследственные факторы, или гены. Набор, содержащий по одной хромосоме каждого сорта, называется *гаплоидным* набором; набор, содержащий по две хромосомы каждого сорта, — *диплоидным*. У человека гаплоидное число хромосом равно 23, а диплоидное — 46. Яйцеклетки и сперматозоиды содержат гаплоидное число хромосом, оплодотворенное яйцо и все клетки организма, развивающегося из зиготы, — диплоидное число. Оплодотворенное яйцо получает ровно половину своих хромосом (и половину генов) от матери и половину — от отца. Лишь два последних из всех клеточных делений, ведущих к образованию зрелых, функционирующих яйцеклеток и сперматозоидов, представляют собой мейотические деления; все остальные клеточные деления — митотические.

Процесс мейоза складывается из двух быстро следующих одно за другим клеточных делений, называемых соответственно *первым* и *вторым мейотическими делениями* (рис. 122 и 123). В каждом из них различают те же четыре стадии — профазу, метафазу, анафазу и телофазу, которые наблюдаются и в митозе. Однако эти стадии, в особенности профазы первого мейотического деления, протекают в митозе и мейозе очень по-разному. В профазе мейоза, как и в профазе митоза, хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, конденсирующихся из хроматина; затем они начинают уплотняться, т. е.

становятся короче и толще. В начале профазы, когда хромосомы еще длинные и тонкие, гомологичные хромосомы конъюгируют, т. е. попарно сближаются, тесно прилегая друг к другу по всей своей длине, и перевиваются одна вокруг другой. После такой конъюгации (или синапсиса) хромосомы продолжают укорачиваться и утолщаться. При этом становится видно, что каждая из них двойная, т. е. состоит из двух нитей, как и в митозе. Удвоение хромосом происходит незадолго до начала мейоза. Таким образом, к концу профазы удвоившиеся и конъюгировавшие хромосомы образуют пучки из четырех гомологичных хроматид, называемые *тетрадами*. Поскольку каждая пара хромосом дает начало пучку из четырех хроматид, число тетрад равно гаплоидному числу хромосом. В клетках человека на этой стадии имеется 23 тетрады и общее число хроматид равно 92. Центромеры еще не разделились, и на четыре хроматиды приходится только две центромеры.

Одновременно с этим протекают и все остальные процессы, с которыми мы ознакомились, рассматривая профазу митоза: центриоль делится и две центриоли отходят к противоположным полюсам ядра; между центриолями образуется веретено, и, наконец, растворяется ядерная оболочка. Тогда тетрады выстраиваются по экватору веретена, как это делают отдельные хромосомы в митозе, и клетка вступает в стадию метафазы. В анафазе первого деления мейоза пары дочерних хроматид, образовавшихся из каждой хромосомы и все еще соединенных своей центромерой, расходятся к противоположным полюсам. Таким образом, в анафазе первого мейотического деления разделяются гомологичные хромосомы каждой пары, а не дочерние хроматиды каждой хромосомы. Этим она отличается от митотической анафазы, в которой центромеры делятся и дочерние хроматиды отходят к разным полюсам.

У человека в телофазе первого мейотического деления у каждого полюса имеется по 23 двойные хромосомы. Затем происходит деление цитоплазмы, но у большинства животных и растений между двумя мейотическими делениями не бывает ясно выраженной интерфазы. Хромосомы не разделяются на дочерние хроматиды, и в отличие от интерфазы между двумя митотическими делениями здесь не происходит синтеза ДНК. Хромосомы не «растворяются» и не образуют хроматиновых нитей; вместо этого происходит деление центриолей, в каждой клетке образуется новое веретено (под прямым углом к веретену первого деления) и по экватору веретена выстраивается гаплоидное число двой-

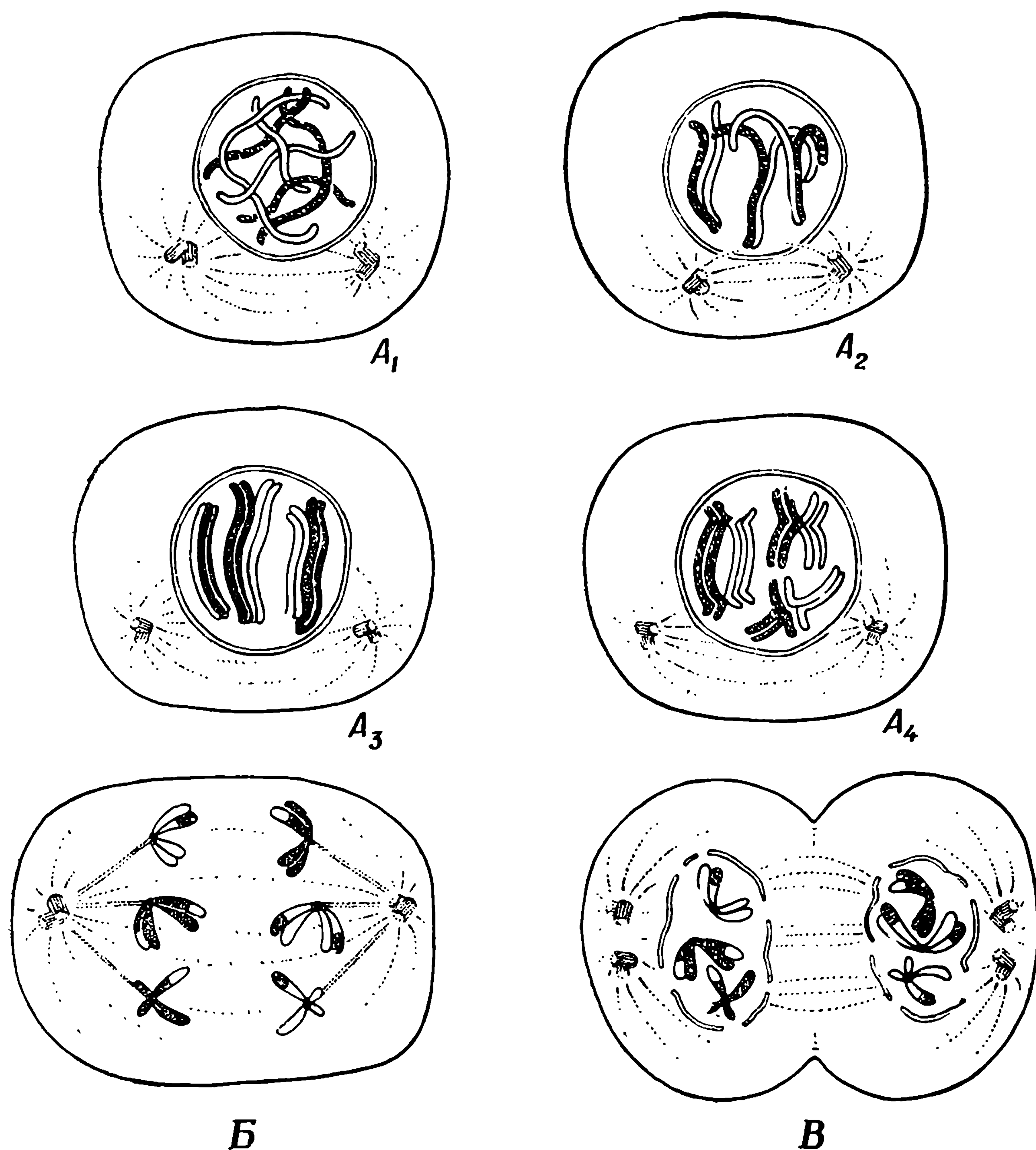
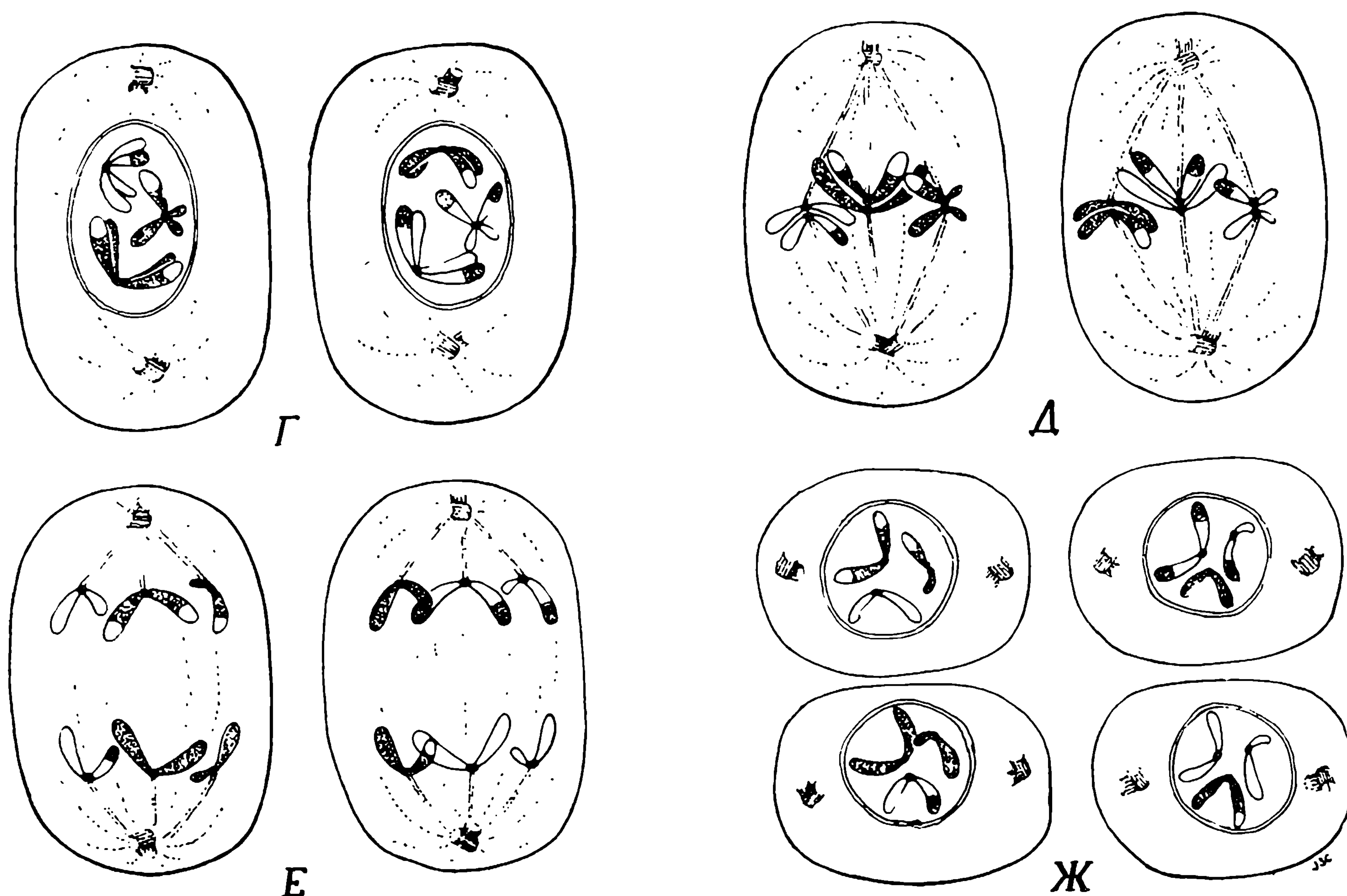


Рис. 122. Схема мейоза у животного с диплоидным числом хромосом, равным шести.

A_1 . Ранняя профаза. A_2 . Поздняя профаза; начало конъюгации. A_3 . Удвоение конъюгировавшихся хромосом, вследствие которого образуются группы из четырех идентичных хромосом — тетрады. A_4 . Поздняя профаза первого мейотического деления. B . Анафаза первого мейотического деления. B . Телофаза первого мейотического деления. $Г$. Профаза второго мейотического деления. $Д$. Метафаза второго мейотического деления. $Е$. Анафаза второго мейотического деления. $Ж$. Зрелые гаметы, каждая из которых содержит гаплоидное число хромосом (по одной хромосоме каждого сорта).



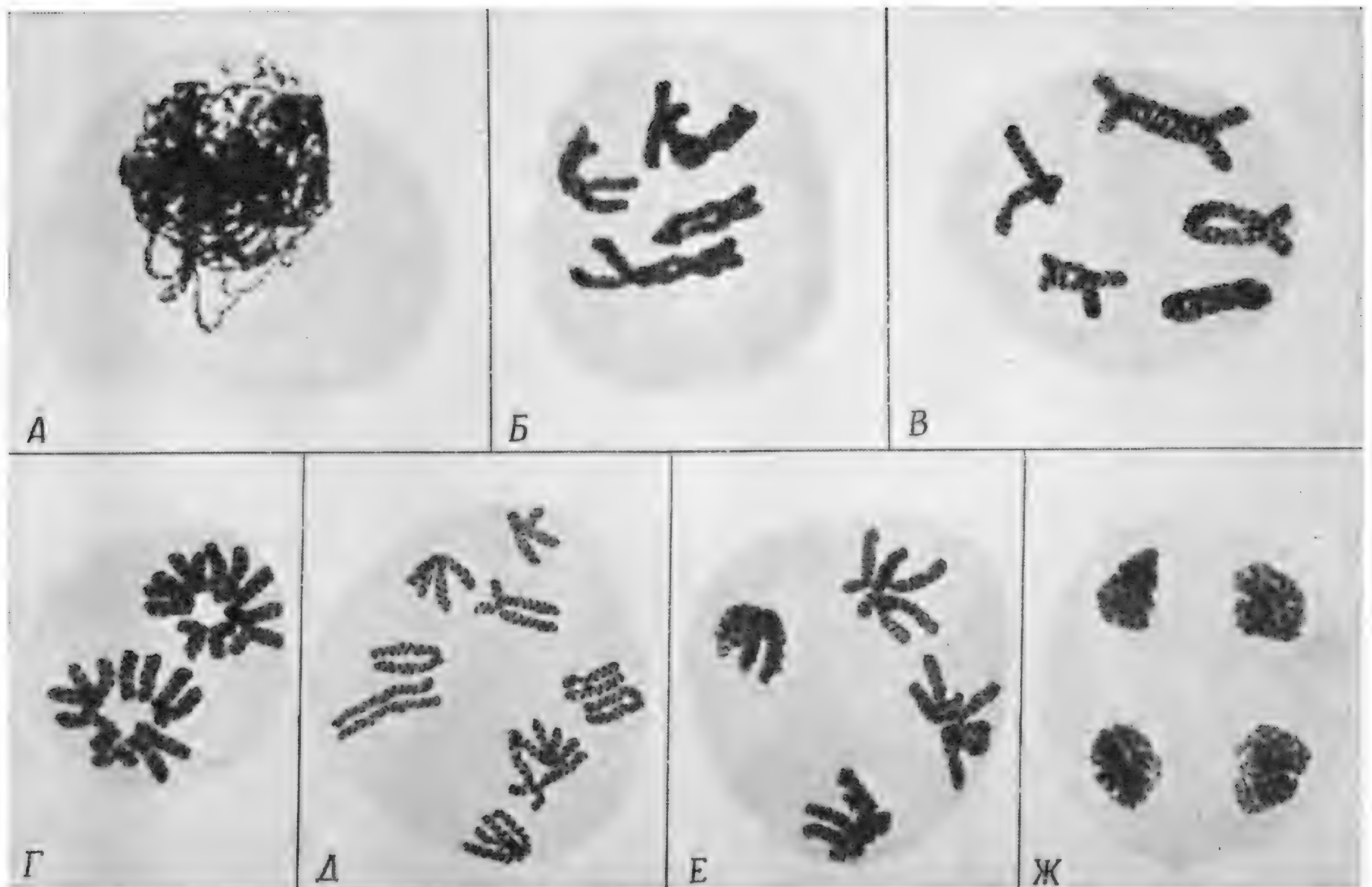


Рис. 123. Мейоз в клетках растения *Trillium erectum*; $\times 2000$.

А. Ранняя профза первого мейотического деления. Б. Поздняя профза первого мейотического деления. В. Мстафаза. Г. Анафаза первого мейотического деления. Д. Метафаза второго мейотического деления. Е. Анафаза второго мейотического деления. Ж. Четыре дочерние клетки.

ных хромосом. Поэтому телофаза первого мейотического деления и профза второго довольно непродолжительны. Момент, когда двойные хромосомы выстраиваются по экватору веретена, соответствует метафазе второго мейотического деления. Метафазы первого и второго мейотических делений можно различать под микроскопом, потому что при первом мейотическом делении хромосомы располагаются по экватору четверками (тетрадами), а при втором — парами. Во втором мейотическом делении расщепления или удвоения хромосом уже не происходит; центромеры делятся, и дочерние хроматиды, ставшие теперь хромосомами, разъединяются и отходят к противоположным полюсам. Например, у человека в телофазе второго деления к каждому из полюсов отходит по 23 хромосомы — по одной от каждой пары гомологов. После этого делится цитоплазма, хромосомы постепенно вытягиваются, превращаясь в нити хроматина, и образуется ядерная оболочка.

В результате этих двух последовательных мейотических делений образуются четыре ядра,

в каждом из которых содержится по одной и только по одной хромосоме каждого сорта, т. е. они имеют гаплоидный набор хромосом. Члены пар гомологичных хромосом расходятся в различные дочерние клетки. Образовавшиеся четыре клетки представляют собой уже зрелые гаметы, в которых больше не происходит ни митотических, ни мейотических делений.

По существу как в семенниках, где образуются сперматозоиды, так и в яичниках, где образуются яйцеклетки, протекает один и тот же процесс, лишь несколько различающийся в деталях.

81. СПЕРМАТОГЕНЕ

Семенник состоит из нескольких тысяч цилиндрических семенных канальцев, в каждом из которых развиваются миллионы сперматозоидов. Стенки этих канальцев выстланы первичными, неспециализированными половыми клетками — *сперматогониями*. В течение эмбрионального развития и в детском возрасте сперматогонии делятся митотически, давая начало

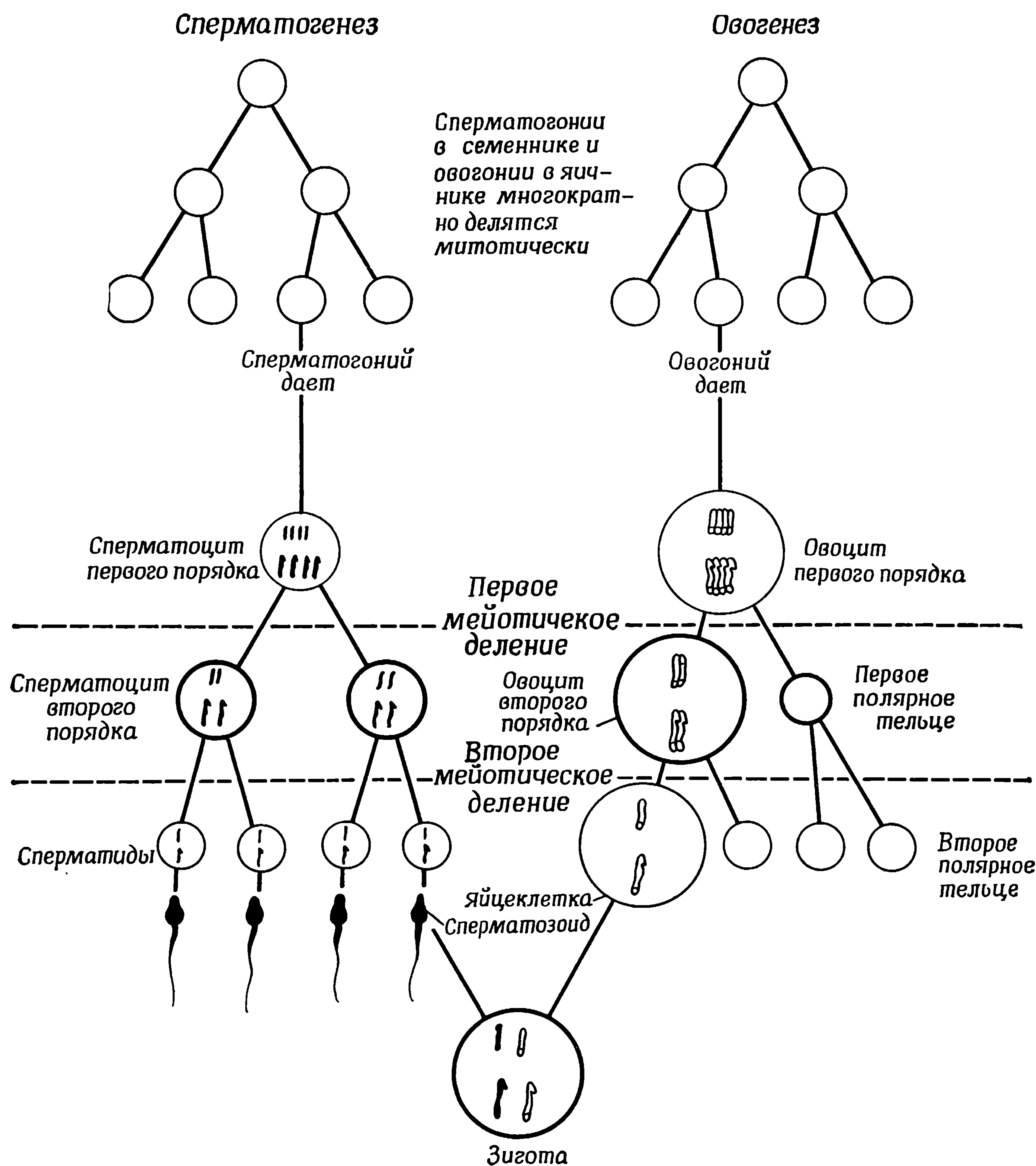


Рис. 124. Сравнение процессов сперматогенеза и овогенеза у животного с гаплоидным числом хромосом, равным 2.

дополнительным сперматогониям, что ведет к росту семенника. После наступления половой зрелости некоторые из сперматогониев вступают в *сперматогенез*, состоящий из серии превращений, ведущих к образованию зрелых сперматозоидов. Другие сперматогонии продолжают делиться митотически и производят новые сперматогонии для последующих сперматогенезов. У большинства диких животных имеется определенный период, приходящийся на весну или на осень, когда семенники увеличиваются в размерах и в них происходит сперматогенез. В промежутке же между этими периодами семенник имеет небольшие размеры и содержит только сперматогонии. У человека и у большинства домашних животных сперматогенез после достижения половой зрелости протекает круглый год.

Сперматогенез начинается с того, что сперматогонии вырастают и превращаются в более

крупные клетки, известные под названием *сперматоцитов первого порядка* (рис. 124). Последние приступают к первому мейотическому делению, дающему начало двум одинаковым по величине клеткам — *сперматоцитам второго порядка*. В них происходит второе мейотическое деление, в результате которого образуются четыре одинаковые *сперматиды*. Сперматиды — сферические клетки, содержащая значительное количество цитоплазмы, — представляет собой зрелую гамету, так как она имеет гаплоидное число хромосом, но для того, чтобы превратиться в функционирующий сперматозоид, она должна приобрести обтекаемую форму, которая дает ей возможность плавать и встретиться с яйцом. Это связано со сложными процессами роста и видоизменения (не сопровождающимися, однако, клеточным делением). Ядро уменьшается в размерах и превра-

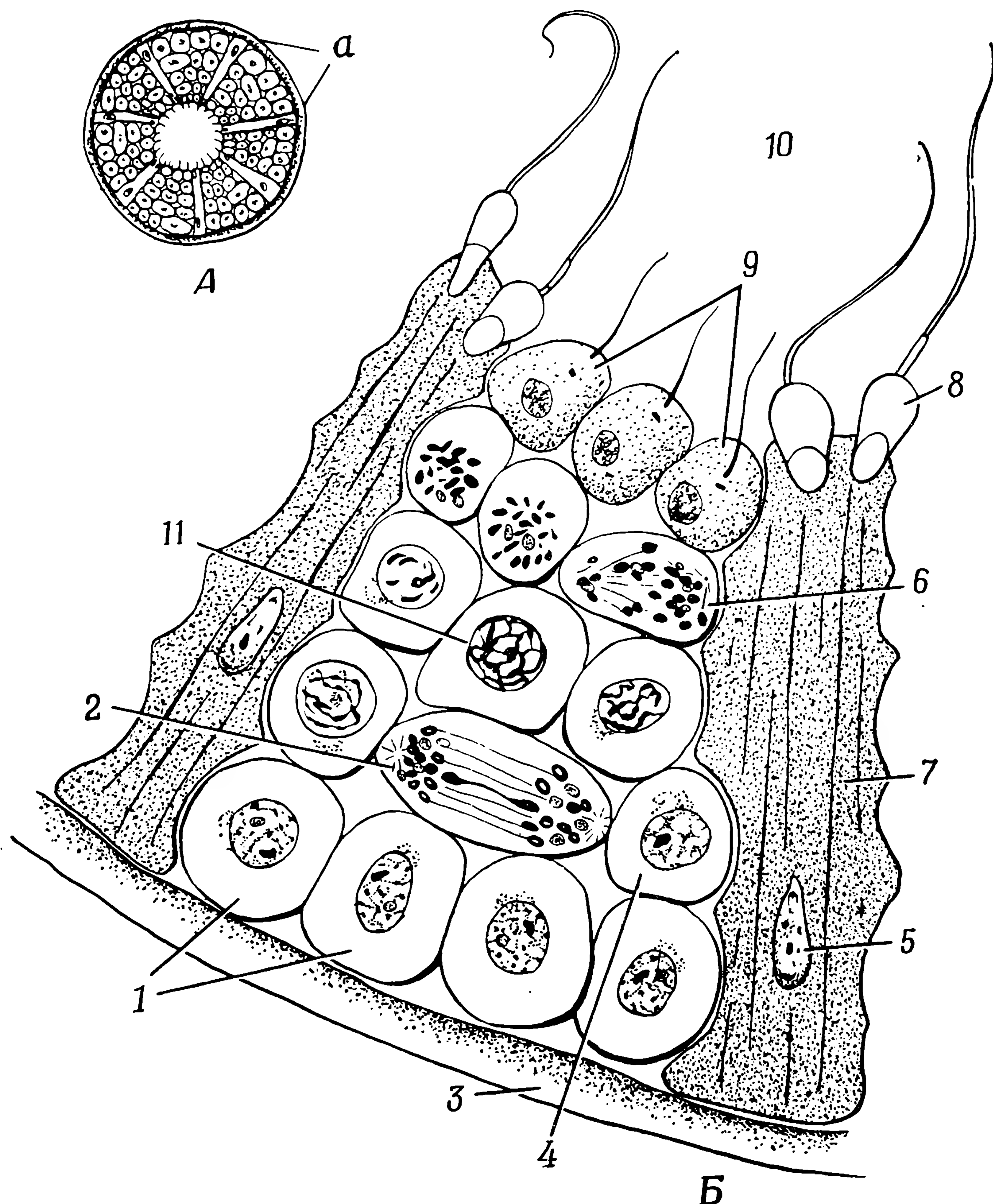


Рис. 125. Схема среза через семенной канал человека с различными стадиями сперматогенеза и процесса превращения сперматид в зрелые сперматозоиды.

А. Схема среза через канал. Б. Участок а этого среза в увеличенном виде. 1. — сперматогонии; 2 — делящийся сперматоцит первого порядка; 3 — оболочка; 4 — сперматоцит первого порядка; 5 — ядро; 6 — делящийся сперматоцит второго порядка; 7 — питающая клетка; 8 — сперматозоид; 9 — сперматиды; 10 — просвет канала; 11 — сперматоцит второго порядка.

щается в головку сперматозоида (рис. 125), который сбрасывает большую часть своей цитоплазмы. Некоторые из телец Гольджи собираются у переднего конца сперматозоида, образуя так называемую акросому, которая, возможно, помогает сперматозоиду прокалывать оболочку яйцеклетки.

Обе имеющиеся в сперматиде центриоли перемещаются и располагаются непосредственно позади ядра. В ядре появляется небольшое углубление, и одна из центриол — проксимальная — располагается в нем под прямым углом к оси сперматозоида. Вторая — дистальная — центриоль, лежащая позади проксимальной, дает начало *осевой нити* хвоста (рис. 126). Подобно осевым нитям жгутиков, эта нить состоит из двух продольных волокон, расположенных в середине, и окружающего их кольца из 9 пар продольных волокон.

Митохондрии передвигаются к месту соединения головки и хвоста и образуют небольшой промежуточный участок (шейку), доставляющий энергию для биения хвостика. Большая часть цитоплазмы сперматиды отбрасывается; остается лишь тонкий слой, окружающий митохондрии в средней части и осевую нить хвостика.

Сперматозоиды разных видов животных сильно различаются между собой. Почти все они имеют хвостик, но его величина и форма, так же как и особенности строения головки и шейки, могут быть весьма разнообразны (рис. 127). У некоторых животных, например у паразитического круглого червя аскариды, сперматозоиды не имеют хвостов и перемещаются при помощи амебоидных движений. У крабов и раков сперматозоиды необычные — у них нет хвоста, но на головке имеется три остроконеч-

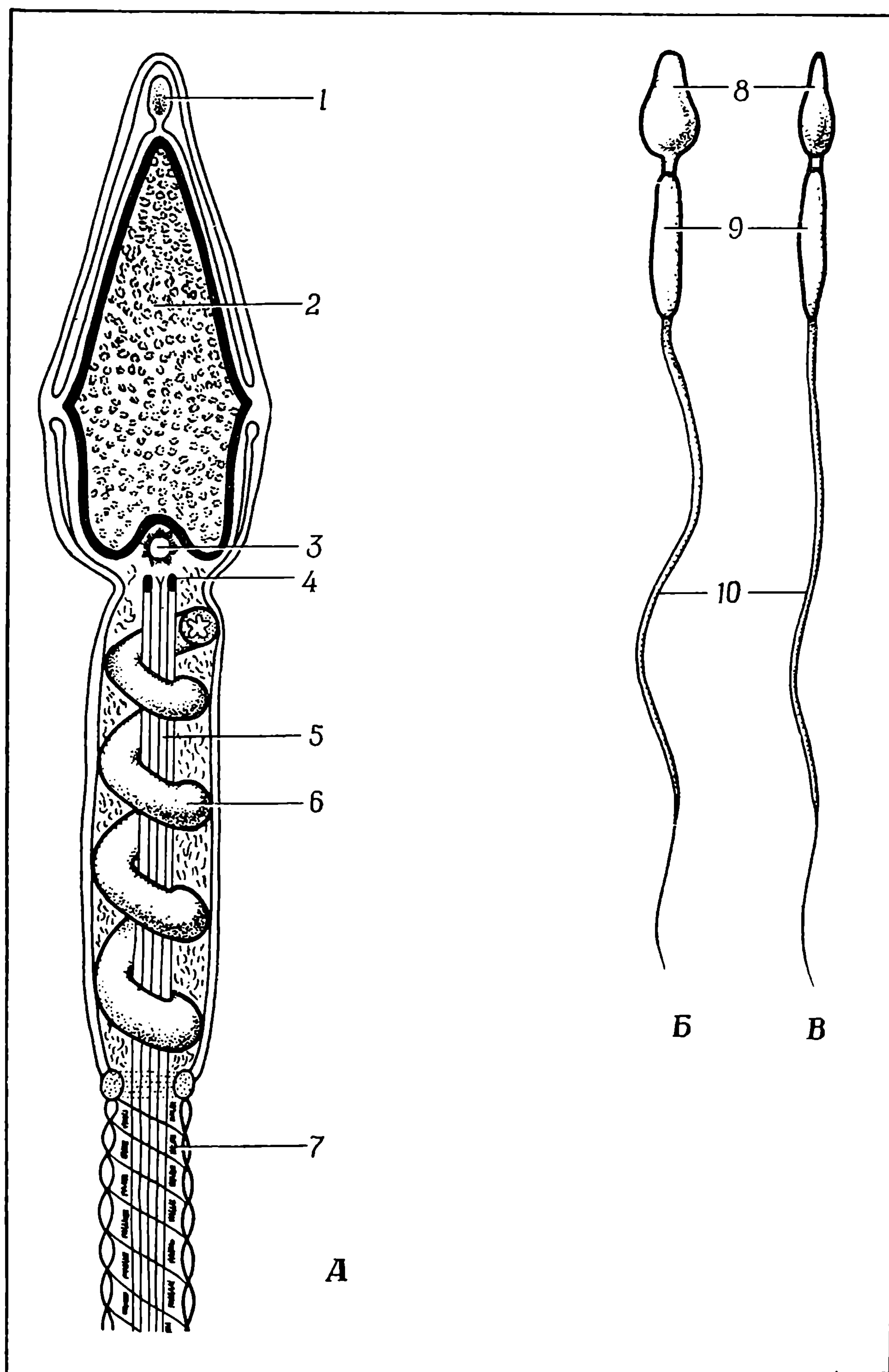


Рис. 126. Сперматозоид млекопитающего.

А. Схема строения головки и связующего участка по данным электронной микроскопии. Б и В. Вид спермия сверху (Б) и сбоку (В) с деталями, различимыми в обычный микроскоп. 1 — акросома; 2 — ядро; 3 — проксимальная центриоль; 4 — дистальная центриоль; 5 — осевая нить; 6 — митохондриальная спираль; 7 — толстое волокно; 8 — головка; 9 — средняя часть; 10 — хвост.

ных выроста, которые прикрепляются к поверхности яйца и прочно удерживают сперматозоид. Шейка такого сперматозоида раскручивается подобно пружине и проталкивает его ядро в цитоплазму яйца, осуществляя таким образом оплодотворение.

82. ОВОГЕНЕЗ

Яйцеклетки, или *яйца*, образуются в яичнике, развиваясь из незрелых половых клеток, называемых *овогониями*. На ранних стадиях жизни организма овогонии, подобно сперматогониям, претерпевают многократные митотические деления. Все эти незрелые половые клетки содержат диплоидное число хромосом. У мно-

гих животных, особенно у позвоночных, овогонии и овоциты окружены слоем фолликулярных клеток, образующихся из зародышевого эпителия яичников. У человека это происходит на ранней стадии внутриутробного развития; к третьему месяцу овогонии начинают превращаться в *овоциты* (рис. 128). К моменту рождения оба яичника содержат около 400 000 таких овоцитов, достигших профазы первого мейотического деления. Эти овоциты первого порядка остаются на стадии профазы в течение многих лет — до наступления половой зрелости. Тогда при созревании того или иного фолликула прерванный процесс первого мейотического деления возобновляется, завершаясь примерно ко времени овуляции (т. е. спустя не менее чем 15, а иногда даже 45 лет после начала мейоза!).

При этом в ядре происходят те же события, что и при сперматогенезе, т. е. конъюгация хромосом, образование тетрад и расхождение гомологичных хромосом, с той разницей, что цитоплазма делится на две неравные части, так что образуется одна крупная клетка — *овоцит второго порядка*, — содержащая желток и почти всю цитоплазму, и маленькая клеточка — *первый полоцит*, или *полярное тельце*, — состоящая почти исключительно из одного ядра (рис. 124). Эта клеточка получила свое назва-

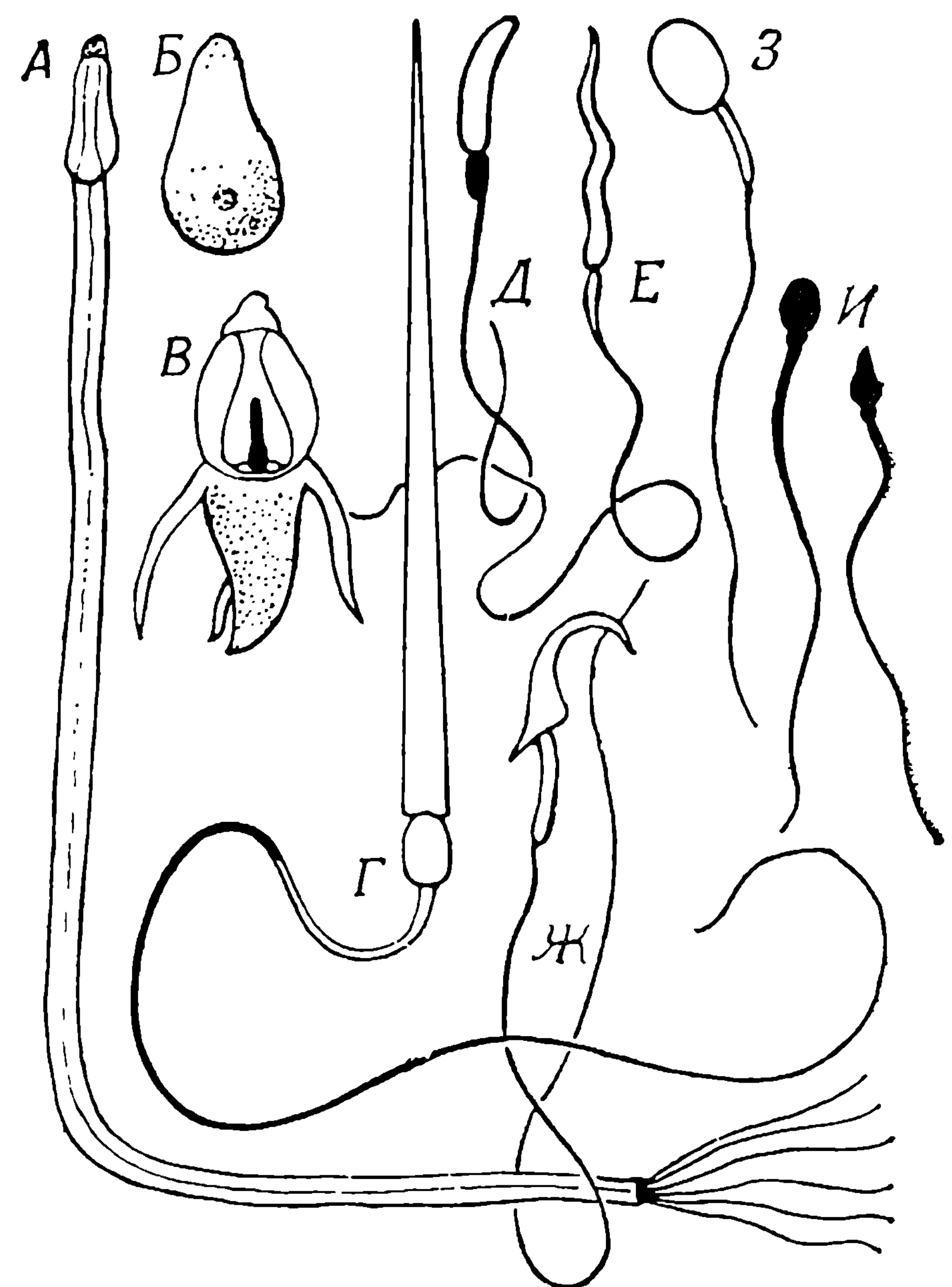


Рис. 127. Сперматозоиды различных животных, различающиеся по величине и по форме.

А. Брюхоногий моллюск. Б. Аскарида. В. Рак-отшельник. Г. Тритон. Д. Лягушка. Е. Петух. Ж. Крыса. З. Баран. И. Человек.

ние, еще до того, как было выяснено ее значение, так как она имела вид маленького пятнышка на анимальном полюсе яйцеклетки.

При втором мейотическом делении (когда яйцо находится уже в яйцевоме) овоцит второго порядка снова делится на две неравные части, образуя крупную *овотиду* и маленький второй полоцит, причем обе эти клетки содержат гаплоидное число хромосом. Первый полоцит может разделиться, дав начало еще двум вторым полоцитам. Теперь овотида может вырасти и превратиться в зрелую яйцеклетку. Три маленьких полоцита вскоре дегенерируют — в отличие от сперматоцита первого порядка, дающего начало четырем сперматозоидам. Неравные деления цитоплазмы обеспечивают зрелой яйцеклетке достаточное количество цитоплазмы и запасного желтка, чтобы она могла выжить после оплодотворения; овоцит первого порядка передает весь свой желток яйцеклетке. Таким образом успешно решается проблема редукции числа хромосом в яйцеклетке без потери цитоплазмы и желтка, необходимых для развития зародыша.

При слиянии гаплоидного набора хромосом сперматозоида с гаплоидным набором яйцеклетки, происходящем при *оплодотворении*, восстанавливается диплоидное число хромосом. Таким образом, оплодотворенное яйцо, или

зигота, а также все образующиеся из нее путем митотических делений клетки тела содержат диплоидное число хромосом. Каждая особь получает ровно половину своих хромосом и половину генов от матери, а другую половину — от отца. В зависимости от характера взаимодействия генов потомок может походить на одного родителя больше, чем на другого, но вклад обоих родителей в его наследственность одинаков.

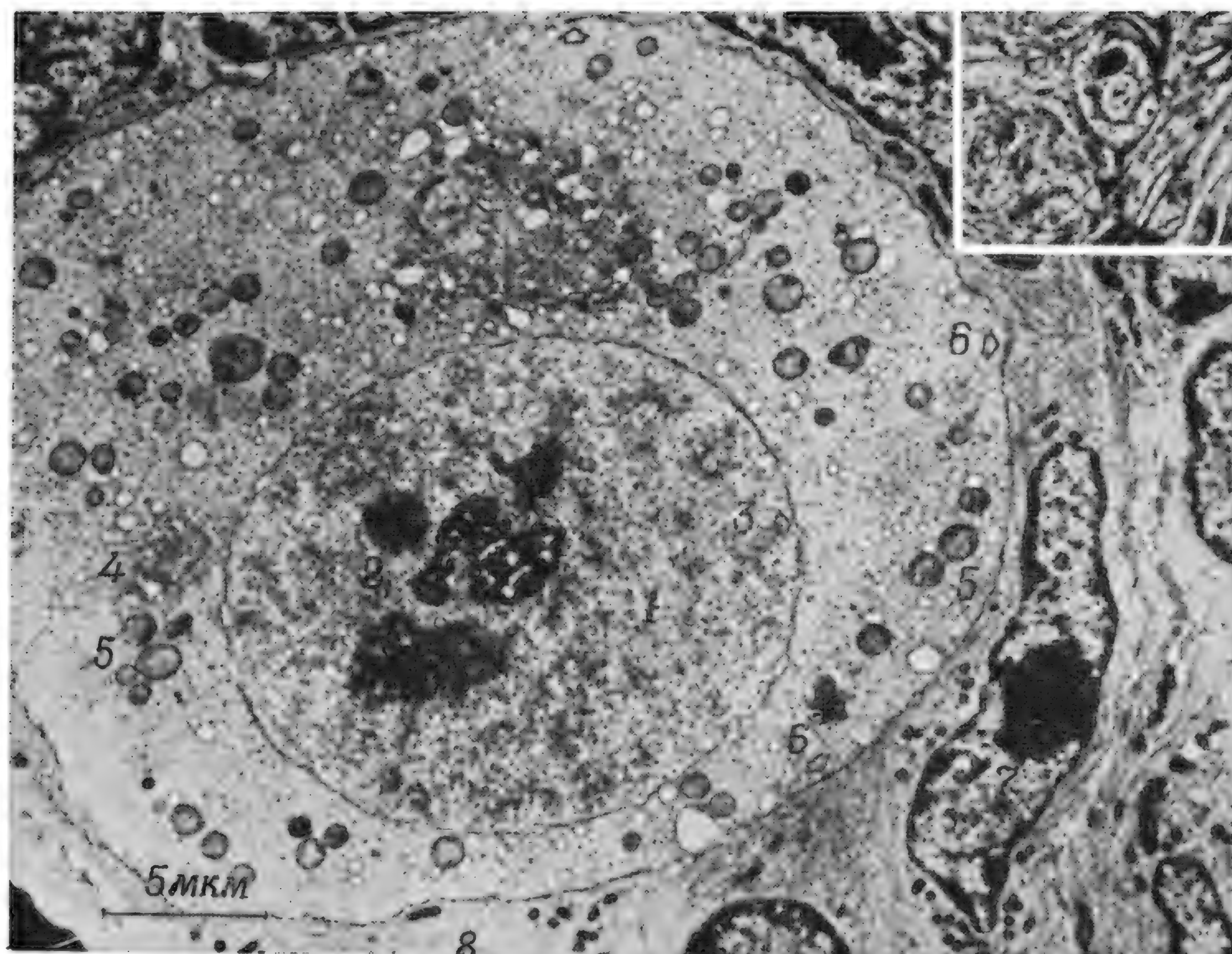
83. ГЕНЫ И АЛЛЕЛИ

Законы наследственности непосредственно вытекают из поведения хромосом в митозе, мейозе и процессе оплодотворения. В каждой хромосоме содержатся многочисленные наследственные факторы — гены, каждый из которых так или иначе отличается от всех остальных; каждый ген контролирует наследование одного или нескольких признаков. Хромосомы в клетках тела парные; поэтому каждая клетка тела содержит по два гена каждого сорта. Поскольку хромосомы расходятся в мейозе и перекомбинируются при оплодотворении, то само собой разумеется, что и гены должны при этом расходиться и перекомбинироваться. Каждая хромосома состоит из генов, расположенных в линейной последовательности, а в каждой паре

Рис. 128. Электронная микрофотография молодого овоцита морской свинки.

Вверху справа — овоцит на такой же стадии под обычным микроскопом.

1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — ядерная мембрана; 4 — материал Гольджи; 5 — митохондрии; 6 — «десмосомы» — уплотненные соединения между плазматическими мембранами овоцита и фолликулярными клетками; 7 — ядра фолликулярных клеток; 8 — эндоплазматическая сеть в фолликулярных клетках.



гомологичных хромосом гены расположены в одинаковом порядке. Гены определенных признаков лежат в определенных местах хромосомы, именуемых *локусами*. При конъюгации хромосом в мейозе каждая точка хромосомы оказывается возле соответствующей точки гомологичной хромосомы и, вероятно, каждый ген — возле соответствующего ему гена.

Способ наследования любого признака можно изучать лишь в том случае, если этот признак может находиться в двух противоположных состояниях, как, например, желтая и зеленая окраска гороха, изучавшегося Менделем, карие и голубые глаза у человека или черная и коричневая шерсть у мышей. У каждой отдельной особи данный признак может находиться либо в одном, либо в другом состоянии, но не в обоих одновременно, и поэтому первоначально они были названы *аллеломорфными признаками*, или *аллелями*. Позже термины *ген* и *аллель* стали употребляться как равнозначные, но вначале под аллелем имели в виду признак, а не наследственный фактор, ответственный за его передачу. Теперь же говорят, например, что ген *B*, определяющий карий цвет глаз, является аллелем гена *b*, определяющего голубой цвет глаз. Употребляя термин «аллель» в этом смысле, мы подчеркиваем, что существует два или несколько генов, обуславливающих альтернативные (взаимоисключающие) признаки, и что эти гены располагаются в одном и том же участке (локусе) хромосомы.

84. ЗАКОН РАСЩЕПЛЕНИЯ (ПЕРВЫЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ)

В одной серии опытов Мендель скрещивал два сорта гороха, различавшихся высотой растений. Он наносил пыльцу из пыльников высоких растений на рыльца пестиков низких растений; кроме того, он произвел и обратное (реципрокное) скрещивание, т. е. опыление высоких растений пыльцой от низких. В обоих случаях все потомство F_1 состояло только из высоких растений. Мендель предоставил этим растениям возможность самоопыляться, так что пыльца их попадала с тычинок прямо на пестик своего же цветка. Из полученных таким образом семян выросло 787 высоких и 277 низких растений F_2 .

Все потомство от самоопыления низких растений F_2 оказалось низкорослым. При самоопылении же высоких растений примерно треть их дала семена, из которых были получены только высокие растения, а остальные две трети произвели семена, давшие высокие и низ-

кие растения в соотношении 3 : 1. Таким образом, одна треть высоких растений F_2 была сходна с первоначальным высокорослым сортом, а другие две трети — с высокими растениями F_1 . Тем самым Мендель показал, что при скрещивании высоких растений с низкими ген низкого роста в поколении F_1 не проявляется, но он снова проявляется у определенной части растений поколения F_2 . Мендель объяснил эти результаты на основе следующих предположений: 1) каждое растение гороха содержит по два гена, определяющих каждый данный признак; 2) один из этих двух генов растение получает от отцовского растения, а другой — от материнского; 3) каждое растение передает эти гены потомству в виде обособленных (дискретных) неизменяющихся единиц. Низкие растения F_2 были ничуть не выше исходного низкого сорта, хотя в промежуточном поколении F_1 все растения были высокими. При образовании женских и мужских гамет парные гены в процессе мейоза разделяются и, оставаясь дискретными единицами, переходят по одному в каждую гамету. В этом и состоит первый закон Менделя — *закон расщепления*, или *закон чистоты гамет*.

Этот закон можно проиллюстрировать еще одним примером. Рассмотрим скрещивание двух генетически «чистых» мышей — коричневого самца (*bb*) с черной самкой (*BB*). Во время мейоза в семенниках два гена *b* расходятся в разные клетки, так что каждый сперматозоид получает только по одному гену *b*. Гены *B* при образовании яйцеклеток также расходятся, и каждое яйцо получает по одному из них. Оплодотворение яйца *B* сперматозоидом *b* дает зиготу с генетической формулой *Bb*. Мыши, развившиеся из таких зигот, имеют один ген коричневой окраски шерсти и один ген черной окраски. Как вы думаете, какими будут они сами — темно-коричневыми, серыми или, может быть, коричневыми с черными пятнами? Ни то, ни другое, ни третье: они будут просто черными. Подобно гену высокого роста у гороха, ген черной окраски *доминирует* над геном коричневой и обуславливает образование черного пигмента даже в присутствии гена коричневой окраски. В подобных случаях говорят, что ген коричневой окраски *рецессивен* по отношению к гену черной. Следовательно, мы называем *рецессивными* такие гены, которые оказывают свое действие лишь в том случае, если у данной особи их два, а *доминантными* — гены, проявляющиеся даже тогда, когда они имеются лишь в единственном числе. Явление доминирования позволяет частично объяснить, почему человек может быть больше похож на одного

из родителей, чем на другого, хотя оба они внесли в его генетическую конституцию одинаковый вклад.

85. ГОМОЗИГОТНЫЕ И ГЕТЕРОЗИГОТНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Если данный организм, будь то животное или растение, имеет два совершенно одинаковых гена, например два гена черной окраски (BB) или два гена коричневой (bb), то его называют *гомозиготным*, или «чистым», по данному признаку. Если же он содержит один доминантный и один рецессивный ген (например, Bb), то его называют *гетерозиготным*, или гибридным. Используя эти термины, мы можем дать более полные определения доминантному и рецессивному гену: *рецессивный* ген — это ген, проявляющийся только в гомозиготном состоянии, *доминантный* же ген оказывает свое действие как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии. Когда у черных морских свинок F_1 (Bb) образуются гаметы, хромосома с геном B и гомологичная ей хромосома с геном b конъюгируют, а затем расходятся, так что каждый сперматозоид и каждая яйцеклетка получают либо ген B , либо ген b , но никогда не могут получить оба гена одновременно. Понятно, что у гетерозиготных особей Bb сперматозоиды и яйцеклетки двух типов — с геном B и с геном b — образуются в равном числе. Но если имеется два типа яйцеклеток и два типа сперматозоидов, то при оплодотворении возможны четыре комбинации гамет (рис. 129). Между яйцеклетками и сперматозоидами, содержащими одинаковые гены, нет ни какого-то особого притяжения, ни отталкивания, так что все эти четыре комбинации равновероятны. Вероятности соответствующих комбинаций можно определить путем алгебраического умножения:

$$\left(\frac{1}{2} B + \frac{1}{2} b\right) \times \left(\frac{1}{2} B + \frac{1}{2} b\right) =$$

(яйцеклетки) (сперматозоиды)

$$= \left(\frac{1}{4} BB + \frac{1}{4} Bb + \frac{1}{4} bB + \frac{1}{4} bb\right).$$

(сочетания при оплодотворении)

Можно также наглядно представить все возможные комбинации, построив так называемую «решетку Пённета» (рис. 129, внизу), вдоль верхней стороны которой выписывают все типы яйцеклеток, а вдоль левой стороны — все типы сперматозоидов, клетки же заполняют всеми возможными их сочетаниями в зиготе. Три четверти всех потомков будут иметь генотип BB или Bb и потому будут иметь черную окраску, а у одной четверти будет генотип bb , и эти

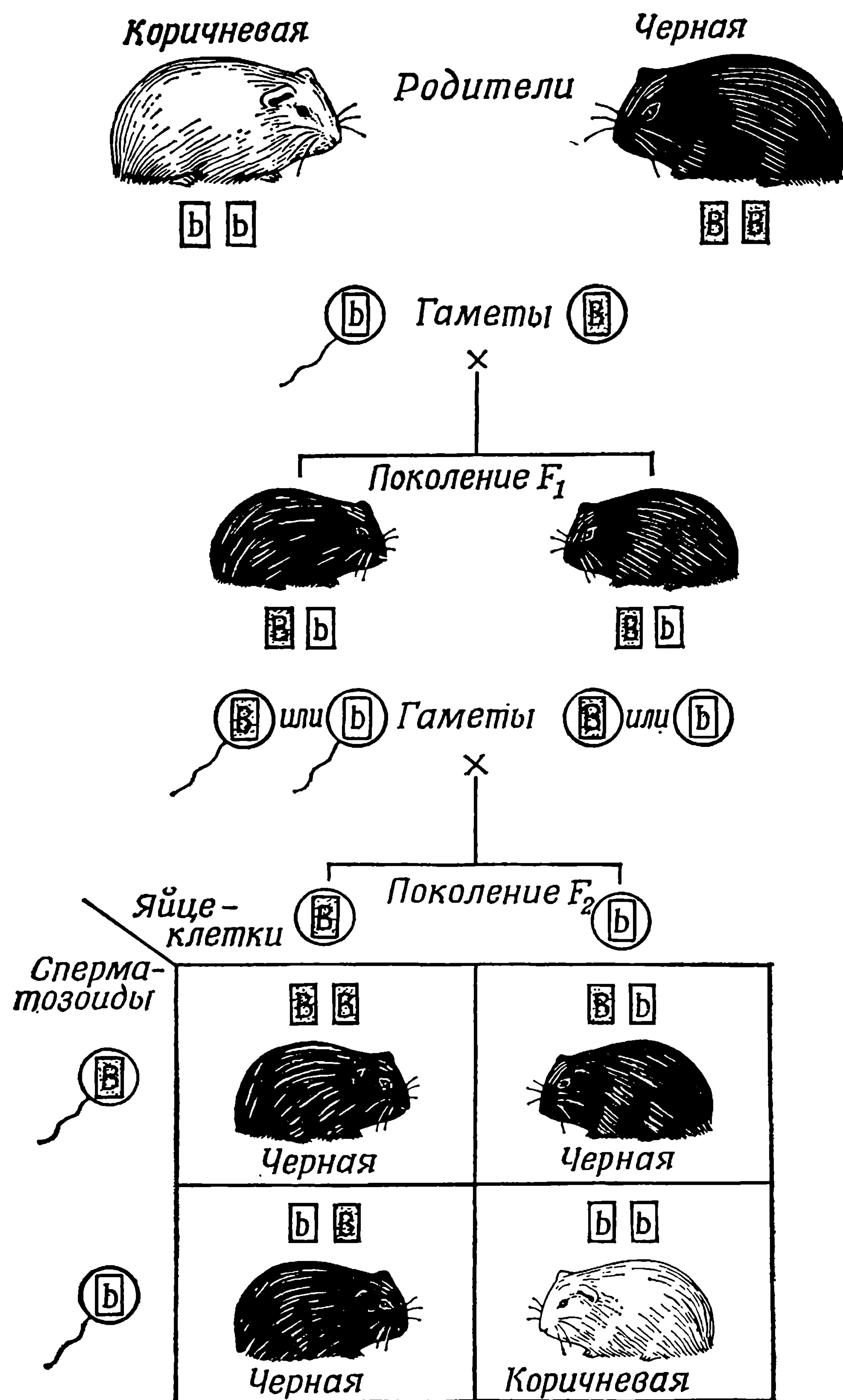


Рис. 129. Моногибридное скрещивание — скрещивание коричневой морской свинки с черной.

Внизу изображена решетка Пённета.

особи будут коричневыми. Многочисленные эксперименты показали, что генетический механизм, первоначально постулированный Менделем для объяснения результатов гибридизации горохов, в равной мере действует при скрещивании самых различных животных и растений.

86. ФЕНОТИП И ГЕНОТИП

Внешнее видимое проявление наследуемых признаков у данной особи называется ее *фенотипом*, а ее генетическая конституция, которую обычно записывают с помощью символов, обозначающих гены, — *генотипом*. В рассмотренном выше скрещивании в поколении F_2

на одну коричневую свинку приходились три черные, т. е. фенотипическое отношение было 3 черные : 1 коричневая; тогда генотипическое отношение будет $1 BB : 2Bb : 1 bb$. Проявление фенотипа может касаться какого-либо морфологического признака — окраски, величины или формы всего тела или какой-то его части, а также какой-то физиологической особенности (например, наличие или отсутствие специфического фермента, необходимого для расщепления определенного субстрата).

В F_2 от скрещивания черной свинки с коричневой одна треть черных свинок — гомозиготы BB , а остальные две трети — гетерозиготы Bb . Дело обстоит здесь так же, как с высокими растениями гороха из поколения F_2 , одна треть которых при самоопылении давала в F_3 только высокие растения, а две трети давали смешанное потомство с фенотипическим отношением 3 высоких : 1 низкое. Но поскольку у животных самооплодотворение, как правило, невозможно, возникает вопрос, каким образом генетик мог бы отличить гомозиготных черных свинок (BB) от гетерозиготных (Bb)? Для того чтобы различить их, он производит *анализирующее* (или *возвратное*) скрещивание — скрещивает каждую из черных свинок с гомозиготной коричневой свинкой (bb). Попробуйте решить сами, какой вывод можно будет сделать относительно генотипа данной черной свинки, если все потомство окажется черным? А что можно сказать, если в потомстве будут и коричневые свинки? В каком из этих двух случаев заключение будет более достоверным?

Именно такие опыты провел Мендель: он скрестил гетерозиготные высокие растения гороха с гомозиготными низкими. При этом он предсказывал, что гетерозиготный родитель будет производить в равном числе гаметы T и t , в то время как у гомозиготного родителя все гаметы будут одного типа — t , и поэтому в потомстве должно быть примерно равное число высоких (Tt) и низких (tt) растений. Таким образом, гипотеза Менделя, как и положено всякой хорошей гипотезе, не только объясняла известные факты, но и позволила ему предсказать результаты еще не проведенных экспериментов.

87. ВЕРОЯТНОСТНЫЙ ХАРАКТЕР ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

Все генетические закономерности носят статистический характер. В только что рассмотренных примерах речь шла о том, что в потомстве от скрещивания двух особей, гетерозиготных по одной и той же паре генов, соотношение

особей с доминантными и с рецессивными признаками должно быть равно 3 : 1. При достаточно большом числе потомков фактическое отношение будет очень близко к ожидаемому, как это показали и опыты Менделя (табл. 8). Но если число потомков невелико, соотношение между обеими формами может сильно отличаться от ожидаемого 3 : 1; например, если потомков всего лишь четыре, то оно может оказаться каким угодно, от 4 : 0 до 0 : 4, хотя последняя возможность (все потомство рецессивного типа) реализуется крайне редко. Поэтому лучше сказать, что при скрещивании двух гетерозигот для каждого потомка существует три шанса из четырех ($3/4$) оказаться особью доминантного типа и один шанс из четырех ($1/4$) оказаться особью рецессивного типа.

88. ПРАВИЛО УМНОЖЕНИЯ ВЕРОЯТНОСТЕЙ

Для того чтобы научиться определять вероятность генетических событий, мы должны кратко рассмотреть некоторые принципы теории вероятностей. Одним из них является *правило умножения вероятностей*; согласно этому правилу, вероятность совпадения двух независимых событий равна произведению вероятностей каждого из них в отдельности. Пользуясь этим правилом, мы можем подсчитать, как часто в большом числе скрещиваний, каждое из которых всегда дает по четыре потомка, у всех четырех будет проявляться данный рецессивный признак. Например, как часто можно получать в помете четырех коричневых мышат, скрещивая двух гетерозиготных черных мышей (Bb)? Вероятность того, что первый мышенок будет коричневым, равна $1/4$; вероятность того, что второй будет коричневым, тоже равна $1/4$ и т. д. В каждом случае оплодотворение яйца сперматозоидом — событие независимое (от других таких же событий), и мы можем, пользуясь правилом умножения вероятностей, вычислить вероятность совпадения двух (или большего числа) интересующих нас событий этого рода. Таким способом мы найдем, что вероятность получения четырех коричневых мышат в одном скрещивании равна $1/4 \cdot 1/4 \cdot 1/4 \cdot 1/4 = 1/256$. Иными словами, существует лишь один шанс из 256, что все четыре мышонка окажутся коричневыми!

Вероятность для каждого мышонка оказаться черным, т. е. обладать доминантным признаком, составляет $3/4$. Мы и здесь можем тем же способом вычислить вероятность того, что все четыре потомка будут черными; она равна $3/4 \cdot 3/4 \cdot 3/4 \cdot 3/4 = 81/256$. Не следует только думать, что если мы действительно скрестим

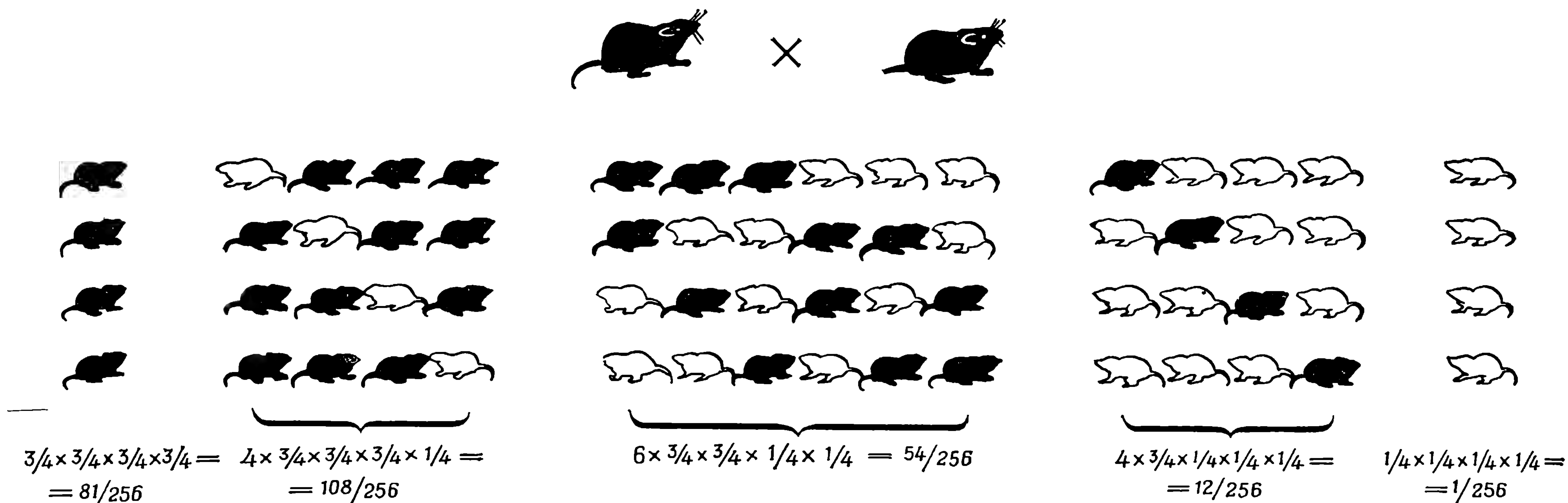


Рис. 130. Возможные соотношения между черными и коричневыми мышатами в помете из четырех мышат и возможные варианты осуществления каждого из этих соотношений.

256 пар гетерозиготных мышей и получим от каждой пары по четыре мышонка, то у нас *обязательно* окажется один выводок, состоящий из 4 коричневых мышат. Скольких азартных игроков доводили до разорения подобные ошибочные расчеты! В самом деле, предположим, что мы уже произвели 255 таких скрещиваний и все еще не получили четверки коричневых мышат; какова вероятность того, что мы получим ее на 256-й попытке? Может показаться, что теперь-то уже это непременно должно произойти, но в действительности мы по-прежнему имеем лишь один шанс из 256, так как каждое скрещивание — событие независимое.

Сколько существует различных вариантов, дающих в итоге четырех черных мышат и одного коричневого? Как показывает рис. 130, возможны 4 таких варианта: 1) первый из родившихся мышат коричневый, три последующих черные; 2) второй коричневый, а первый, третий и четвертый черные; 3) третий коричневый, остальные черные; 4) четвертый коричневый, остальные черные. Чтобы вычислить вероятность того, что 3 из 4 потомков будут черными и 1 — коричневым, нужно перемножить соответствующие вероятности для четырех мышат интересующих нас типов ($\frac{3}{4}; \frac{3}{4}; \frac{3}{4}; \frac{1}{4}$) и помножить произведение на число вариантов, т. е. на 4. Тогда мы найдем, что вероятность отношения 3 черных : 1 коричневый равна $\frac{3}{4} \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot 4 = \frac{108}{256}$. На первый взгляд может показаться странным, что отношение 3 : 1 фактически получается менее чем в половине общего числа выводков из 4 мышат. Однако если мы возьмем суммарные числа черных и коричневых потомков, полученных в большом числе скрещиваний, то получим

отношение, близкое к 3 : 1 (тем более близкое, чем больше общее число потомков).

Посмотрим теперь, сколько есть вариантов, дающих в итоге двух черных и двух коричневых мышат. Таких вариантов 6 (рис. 130). Из этого можно тем же способом вычислить вероятность соотношения 2 : 2; она равна $\frac{3}{4} \cdot \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot 6 = \frac{54}{256}$. Далее, существуют 4 варианта, дающие одного черного и трех коричневых потомков: черным может быть первый, второй, третий или четвертый из них. Вероятность появления такого отношения равна $\frac{3}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot \frac{1}{4} \cdot 4 = \frac{12}{256}$.

Вероятности выражаются дробями и могут иметь любую величину от нуля, означающего невозможность, до единицы, которая означает, что данное событие непременно должно произойти. Подобно любым дробям, вероятности можно умножать и складывать. В нашем примере с четырьмя потомками возможны пять соотношений между черными и коричневыми мышатами: 4 : 0; 3 : 1; 2 : 2; 1 : 3 и 0 : 4. Так как никаких иных вариантов нет, сумма соответствующих пяти вероятностей равна единице ($\frac{81}{256} + \frac{108}{256} + \frac{54}{256} + \frac{12}{256} + \frac{1}{256} = 1$).

Цвет глаз у человека зависит от нескольких пар генов, но главную роль играет одна из них, определяющая различие между карими и голубыми глазами. Ген карих глаз *B* доминирует над геном голубых глаз *b*. Какова вероятность того, что ребенок, родившийся от брака гетерозиготных кареглазых супругов, будет голубоглазым? Очевидно, что на это имеется один шанс из четырех. Допустим, однако, что у этих кареглазых родителей уже есть трое кареглазых детей и они ожидают четвертого; какова теперь вероятность того, что у него будут голу-

бые глаза? Здесь опять-таки легко может возникнуть мысль, что он скорее всего будет голубоглазым; на самом же деле он по-прежнему имеет лишь один шанс из четырех оказаться голубоглазым и три шанса из четырех — быть кареглазым. Ведь каждое скрещивание является отдельным независимым событием, на которое никак не влияют результаты предыдущих скрещиваний.

Все генетические события подчиняются вероятностным законам. Предсказание любого единичного события, например генотипа одного определенного ребенка, было бы чрезвычайно недостоверным. Но если число событий достаточно велико, то вероятностные законы позволяют довольно уверенно предсказывать, в каком проценте случаев это будут события того или иного типа.

Проявление вероятностных законов можно продемонстрировать, бросая много раз подряд монету или игральную кость. Вероятность (обычно обозначаемая p) того, что при однократном подбрасывании монеты выпадет «решка», равна $\frac{1}{2}$ (1 шанс из 2). У монеты две стороны, имеющие равные шансы при падении оказаться сверху. Кость имеет 6 граней, поэтому для каждой из них вероятность оказаться сверху составляет $\frac{1}{6}$ (1 шанс из 6). Вероятность обычно выражают дробью, которая получается при делении числа так называемых «благоприятных» (т. е. интересующих нас в данном случае) событий к общему числу возможных событий. Если в какой-либо вероятностной игре благоприятным событием является выпадение 3 очков при одном бросании кости, то вероятность этого события равна $\frac{1}{6}$. (Попробуйте вычислить, какова вероятность вытянуть из полной колоды карт: 1) карту червонной масти; 2) туза; 3) червонного туза? Какова вероятность набрать ровно 7 очков, бросив игральную кость дважды?)

Вероятности, которые мы здесь рассматривали, относятся к категории так называемых *априорных вероятностей*, так как их можно вычислить заранее, исходя из самой природы соответствующих событий. Мы знаем вероятность выпадения «орла» или «решки» при бросании монеты просто потому, что нам известны определяющие ее обстоятельства. Априорные вероятности не нуждаются в специальной проверке с помощью эксперимента.

Правило умножения вероятностей действительно не только для двух, но и для большего числа независимых событий. Например, можно вычислить вероятность того, что при бросании монеты в первый раз выпадает «орел», во второй раз — снова «орел» и в третий — еще

раз «орел»: произведя умножение $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2}$, мы получим $\frac{1}{8}$. Аналогичным образом мы могли бы определить вероятность того, что человек, выбранный в толпе наугад, окажется мужчиной с группой крови А, родившимся в сентябре, если знаем вероятности каждого из этих трех обстоятельств: вероятность их совпадения составит примерно $0,5 \cdot 0,4 \cdot 0,084 = 0,0168$.

89. ПРАВИЛО СЛОЖЕНИЯ ВЕРОЯТНОСТЕЙ

Согласно этому второму правилу, вероятность наступления того или другого из двух взаимоисключающих событий (безразлично, которого из них) равна сумме вероятностей наступления каждого из них в отдельности. Например, при бросании кости вероятность того, что выпадет 2 или 5, равна $\frac{1}{6} + \frac{1}{6} = \frac{1}{3}$. Это правило мы уже использовали, когда складывали вероятности различных соотношений между черными и коричневыми потомками (4 : 0; 3 : 1; 2 : 2; 1 : 3 и 0 : 4) и нашли, что сумма вероятностей осуществления этих пяти взаимоисключающих возможностей равна единице.

90. ЗАКОН НЕЗАВИСИМОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ; ДИГИБРИДНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Рассмотренными выше принципами и методами пользуются и при решении задач, касающихся наследования двух и большего числа признаков в одной и той же группе особей. Если две пары генов находятся в разных, неомологичных хромосомах, они наследуются независимо друг от друга. Иными словами, члены одной пары расходятся в мейозе независимо от членов другой пары. Мендель проверил это, скрещивая растения гороха, различающиеся по двум признакам; он производил перекрестное опыление двух нерасщепляющихся линий, у одной из которых были желтые семена с гладкой оболочкой, а у другой — зеленые семена с морщинистой оболочкой.

Все потомство от этого скрещивания обладало двумя доминантными признаками — все семена F_1 были желтыми и гладкими. В результате самоопыления растений F_1 было получено поколение F_2 , в котором гладкие и морщинистые семена появились в соотношении 3 : 1; таким же (3 : 1) было соотношение желтых и зеленых семян. Если мы рассмотрим совместное наследование этих двух пар признаков (рис. 131), то увидим, что в поколении F_2 из 16 возможных комбинаций гамет 9 дадут растения с гладкими желтыми семенами, 3 ком-

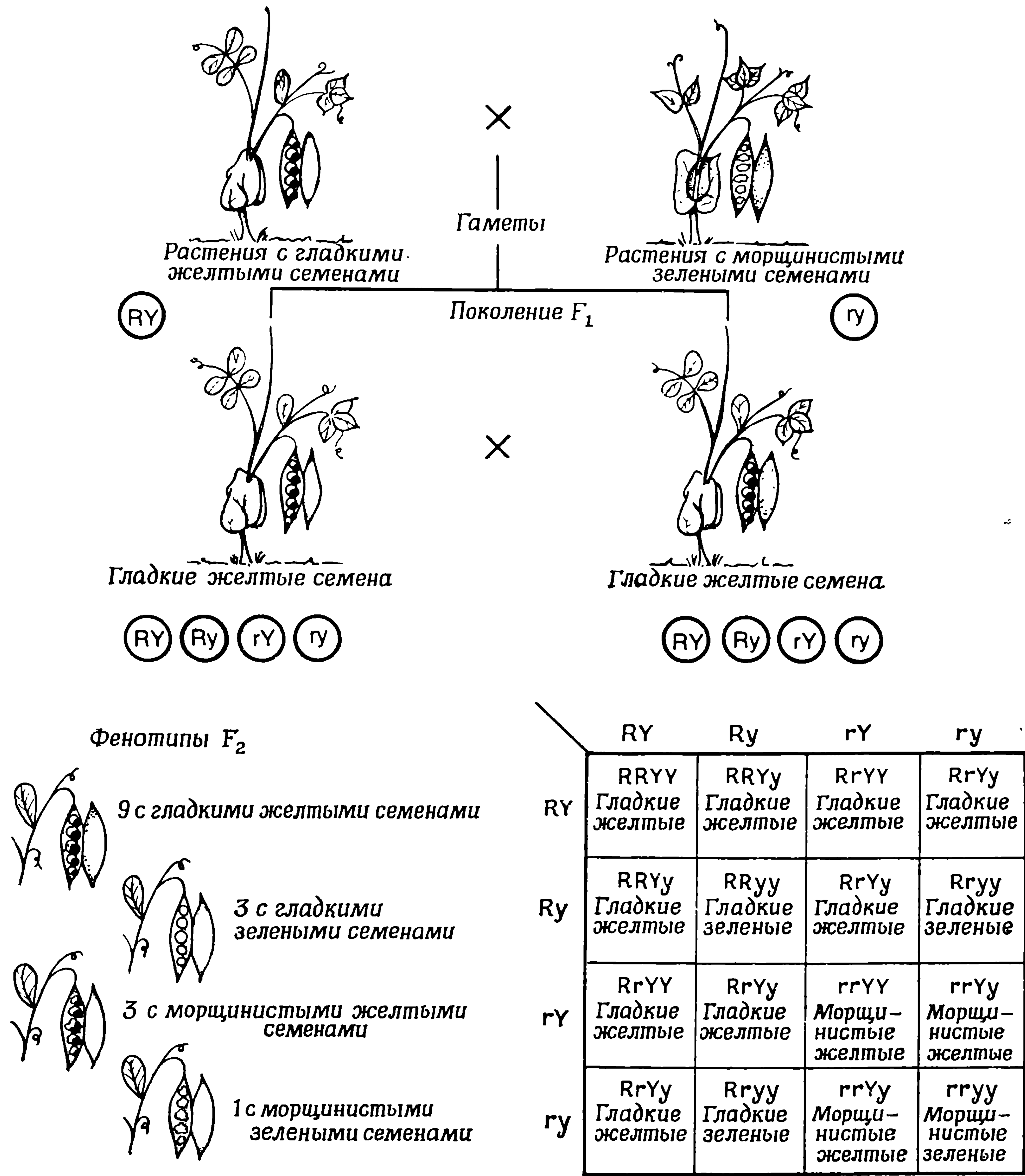


Рис. 131. Схема скрещивания двух растений гороха (с гладкими желтыми семенами и с морщинистыми зелеными семенами), иллюстрирующая принцип независимого распределения генов, находящихся в разных хромосомах.

бинации — растения с гладкими зелеными семенами, 3 другие — с морщинистыми желтыми семенами и, наконец, в одной из 16 комбинаций получится растение с морщинистыми зелеными семенами. Таким образом, расщепление потомства по генам *Rr* (гладкая или морщинистая оболочка семени) происходит независимо от расщепления по генам *Yy* (желтые или зеленые семена). В мейозе гомологичные хромосомы расходятся, причем члены каждой пары расходятся независимо от других пар. Растения

*F*₁ образуют в равных количествах гаметы четырех типов: *RY*, *Ry*, *rY* и *ry*. Соединение этих четырех типов спермиев с четырьмя типами яйцеклеток в случайных сочетаниях может дать зиготы 16 различных типов. Скрещивание, в котором исходные родительские формы различаются по двум признакам, называется *дигибридным скрещиванием*.

Рассмотрим еще один аналогичный пример. При скрещивании черной короткошерстной свинки с коричневой длинношерстной все потомки

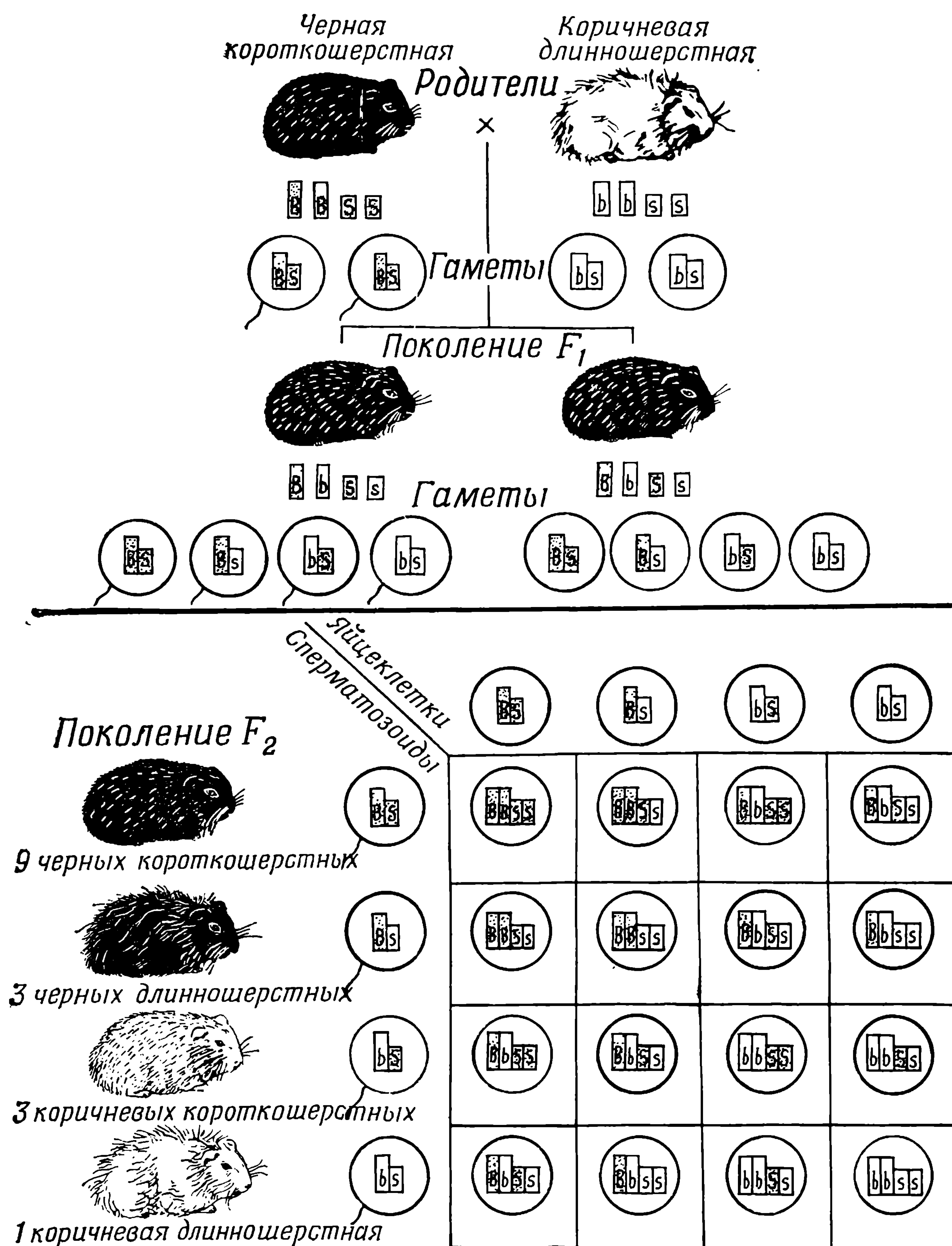


Рис. 132. Схема скрещивания черной короткошерстной морской свинки с коричневой длинношерстной, иллюстрирующая независимое распределение признаков при дигибридном скрещивании.

F_1 оказываются черными и короткошерстными (рис. 132). (Определите, какой из генов доминирует — ген черной окраски или ген коричневой окраски? Является ли ген длинношерстности доминантным или рецессивным?) Потомки F_1 имеют генотип $BbSs$, т. е. они гетерозиготны по обоим парам генов и, следовательно, образуют гаметы четырех типов: BS , Bs , bS и bs . При случайном соединении таких гамет возможны 16 различных комбинаций, из которых 9 дают черных короткошерстных свинок, 3 — черных длинношерстных, 3 — коричневых короткошерстных и 1 — коричневую длинношерстную. Это отношение 9 : 3 : 3 : 1 характерно для второго поколения (F_2) от скрещивания двух особей, различающихся по двум признакам, гены которых находятся в негомо-

логических хромосомах. Результаты таких скрещиваний иллюстрируют второй закон Менделя — закон независимого расщепления. Согласно этому закону, члены одной пары генов отделяются (отщепляются) друг от друга и расходятся в мейозе независимо от членов других пар генов, так что аллели различных пар комбинируются случайным образом. Этот закон не относится, конечно, к тем случаям, когда две пары генов расположены в одной и той же паре хромосом.

91. НЕПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ

Изучение наследования многих признаков у самых разнообразных организмов показало, что один из двух аллелей часто не обнаружи-

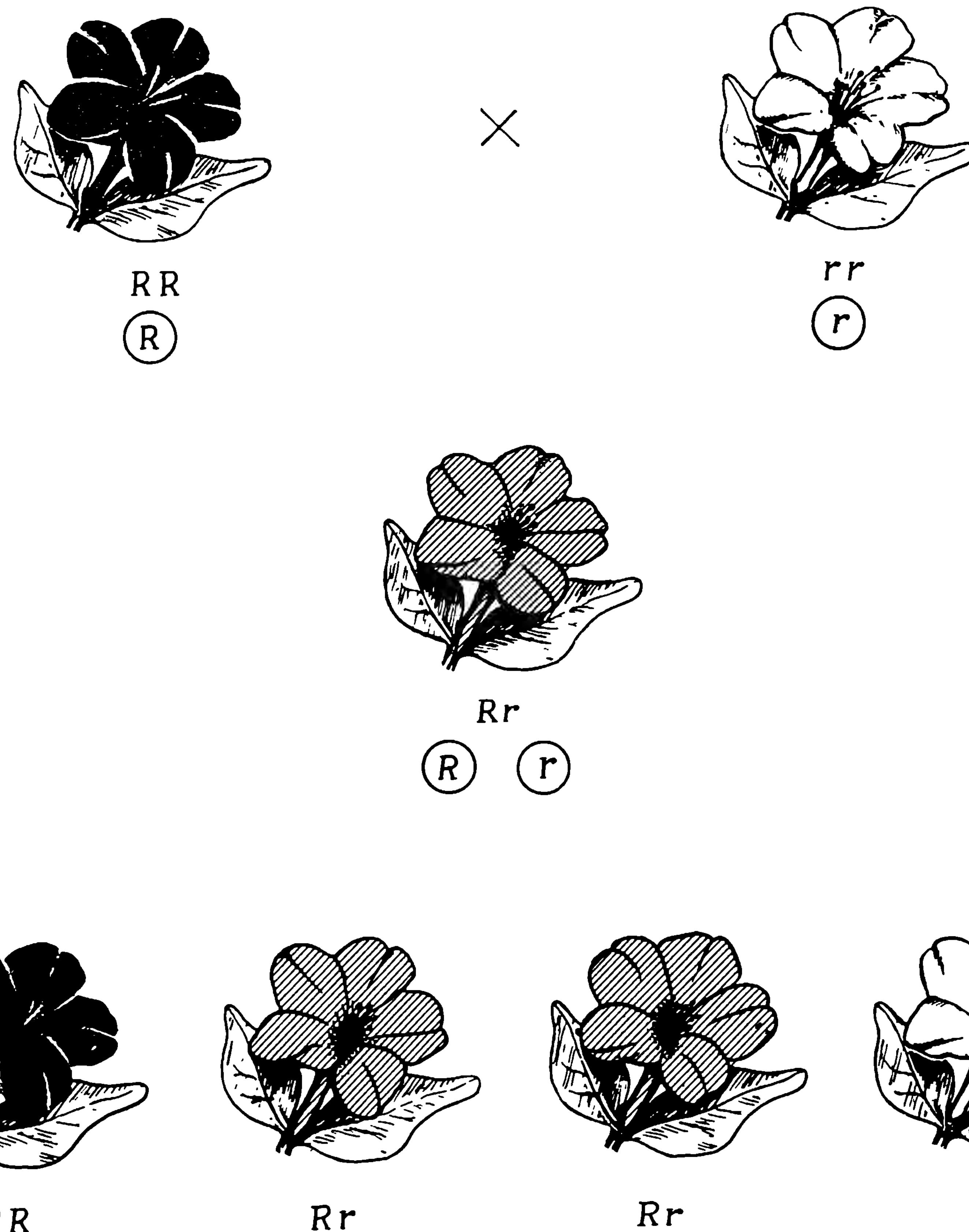


Рис. 133. Схема скрещивания растений ночной красавицы с красными и белыми цветками, иллюстрирующая неполное доминирование.

валет полной доминантности по отношению к другому. В таких случаях, пожалуй, вообще нельзя говорить о «доминантном» и «рецессивном» аллелях. Примером может служить наследование окраски цветка у ночной красавицы. У этого вида весьма обычны формы с красными и формы с белыми цветками, не расщепляющиеся при самоопылении. Но что получится, если белоцветковое растение скрестить с красноцветковым? Не зная, какой из двух признаков доминирует, можно было бы предположить, что все потомство F_1 будет либо однотипным красноцветковым, либо однотипным белоцветковым. Но когда впервые произвели такое скрещивание, то оказалось, что у всех растений F_1 цветки розовые! Как объяснить такие результаты? Не говорят ли они об ошибочности основных положений Менделя? Отнюдь нет: при скрещивании двух таких растений с розовыми цветками потомство расщепилось в отношении 1 красноцветковое : 2 розовоцветковых : 1 белоцветковое (рис. 133). В этом случае, как часто бывает в науке, расхождение полученных результатов с теоретически ожидаемыми

ми просто подсказывает ученому, что он должен пересмотреть свою теорию и видоизменить ее с учетом новых необычных данных. Очевидно, что растения с розовыми цветками гетерозиготны, но ни «красный», ни «белый» гены не обнаруживают полного доминирования.

Когда гетерозиготный организм имеет фенотип, промежуточный между фенотипами обеих родительских форм, принято говорить о *неполном доминировании* или о *кодоминантности* соответствующих генов. В таких случаях фенотипические отношения совпадают с генотипическими.

Неполное доминирование не исключительная особенность генов окраски цветка у ночной красавицы. Растения душистого горошка с красными и с белыми цветками также дают при скрещивании потомство с розовыми цветками. У крупного рогатого скота и лошадей красная и соответственно гнедая масть не полностью доминирует над белой, так что гетерозиготы оказываются чалыми. (Если вы увидите белую кобылу с чалым жеребенком, то

не сможете ли вы сказать, какой масти был его отец? Будет ли ваш ответ единственно возможным?)

92. СКРЫТЫЕ НОСИТЕЛИ АНОМАЛЬНЫХ ГЕНОВ

Тщательное изучение возможных фенотипов, проведенное для многих пар генов, показало, что доминантные гомозиготы могут слегка отличаться от гетерозигот. У человека многие наследственные заболевания передаются рецессивными генами, и важно иметь возможность отличать гомозиготного по нормальному аллелю непораженного индивидуума от гетерозиготного, который внешне выглядит здоровым, но является так называемым *носителем* патологического признака. Если отец и мать — гетерозиготные носители одного и того же признака, то существует один шанс из четырех, что их ребенок окажется гомозиготным по этому рецессивному признаку и у него проявится наследственное заболевание.

Серповидноклеточная анемия определяется одной парой генов, причем для развития анемии необходимо присутствие двух аномальных генов; таким образом, эти гены можно считать рецессивными по отношению к нормальному аллелю. Эритроциты больного имеют серповидную или полулунную форму, тогда как нормальные эритроциты имеют форму двояковогнутого диска. Серповидные клетки содержат гемоглобин с незначительно измененной молекулярной структурой. Гемоглобин серповидных эритроцитов отличается от нормального тем, что в его β -цепи глутаминовая кислота в положении 6 (т. е. шестая по счету от аминного конца цепи) заменена валином. Это замещение аминокислоты с заряженной боковой цепью (глутаминовой кислоты) аминокислотой с незаряженной боковой цепью (валином) приводит к меньшей растворимости гемоглобина, так что он легко образует кристаллы, вызывающие разрушение эритроцита. Таким образом, эритроциты у больного серповидноклеточной анемией оказываются более хрупкими, чем у здорового человека. У лиц, гетерозиготных по гену серповидноклеточности, эритроциты содержат смесь нормального и аномального гемоглобинов, причем доля измененного гемоглобина может составлять около 45%. Такие эритроциты в нормальных условиях имеют обычную форму, но при понижении содержания кислорода в крови они становятся серповидными («скрытая» серповидноклеточность). Благодаря этому очень простой тест с одной каплей крови дает возможность отличать гетеро-

зиготных носителей от нормальных гомозиготных индивидуумов.

Одной парой генов определяется и другое заболевание человека — *фенилкетонурия*. У гомозиготных по соответствующему рецессивному гену индивидуумов отсутствует фермент, необходимый для превращения аминокислоты фенилаланина в другую аминокислоту — тирозин. Фенилаланин накапливается в тканях, и это приводит к задержке умственного развития. Гетерозиготный индивидуум внешне кажется совершенно нормальным, но если ему дать с пищей определенное количество фенилаланина, то в крови у него может накапливаться некоторый избыток этой аминокислоты, что ведет к повышенному выделению ее с мочой. К сожалению, этот тест не всегда позволяет ясно отличать здоровых гомозиготных индивидуумов от гетерозиготных носителей, так как диапазоны концентраций фенилаланина в моче в этих двух группах значительно перекрываются. Однако можно очень простым способом выявить гомозиготность по фенилкетонурии у новорожденного: для этого достаточно нанести на смоченную мочой пеленку небольшое количество раствора хлорного железа (FeCl_3). В случае положительной реакции ребенка следует держать на диете с очень малым количеством фенилаланина, и это позволит свести к минимуму влияние болезни на умственное развитие.

93. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

В примерах, которые мы до сих пор рассматривали, связь между геном и признаком была простой и однозначной: каждый ген определял один признак. Однако в некоторых случаях один признак определяется взаимодействием нескольких пар генов; в других же случаях, напротив, одна пара генов влияет сразу на несколько признаков; иногда одна пара генов может извращать или подавлять действие другой пары; наконец, эффект гена может видоизменяться при определенном изменении внешних условий. Во всех этих случаях соответствующие гены наследуются как самостоятельные единицы, но в результате их взаимодействия выражение определяемого ими признака может различным образом варьировать.

У кур имеется ряд генов, определяющих величину и форму гребня (рис. 134). Ген розовидного гребня (R) доминирует над геном простого гребня (r). Другая пара генов определяет различие между гороховидным (P) и простым (p) гребнем. Следовательно, петух с простым гребнем должен иметь генотип $rrpp$, петух с горо-

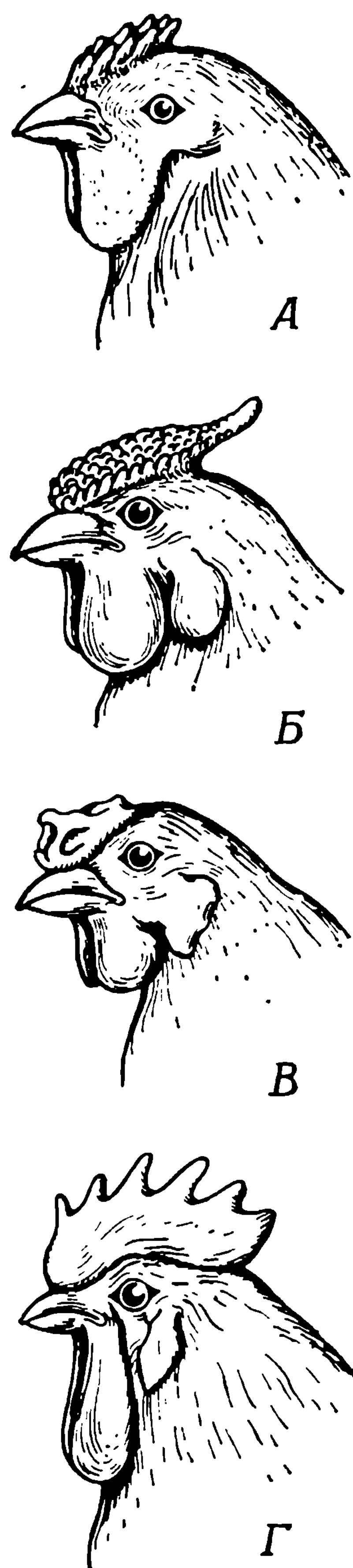


Рис. 134. Некоторые типы гребня у петухов.

А. Гороховидный. Б. Розовидный. В. Ореховидный. Г. Простой.

ховидным — $PPrr$ или $Pprr$, а петух с розовидным — $ppRR$ или $ppRr$. Но если мы скрестим гомозиготную птицу, имеющую гороховидный гребень, с гомозиготной, имеющей розовидный гребень, то у потомков гребень будет не гороховидным и не розовидным, а совершенно иного типа — так называемый ореховидный. Ореховидность гребня определяется наличием одного или двух генов R и одного или двух генов P (т. е. любой из комбинаций $PPRR$, $PpRR$, $PPRr$ и $PpRr$). Каким, по вашему мнению, будет гребень у кур, полученных при скрещивании двух гетерозигот $PpRr$ с ореховидным гребнем?

94. ПОЛИГЕННАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Существует много признаков, по которым особей не удастся разделить на два хорошо разграниченных типа; наследование таких признаков обусловлено не одной парой генов. Рост,

телосложение, одаренность и цвет кожи у человека, молочная продуктивность у коров, яйценоскость у кур, величина плодов у растений и многие другие признаки зависят от взаимодействия многих пар генов. Когда две или большее число независимых пар генов влияют на один и тот же признак сходным образом, так что их действие суммируется, говорят о *полигенном* наследовании данного признака, а такого рода гены называют *множественными факторами*. Дэвенпорт изучал наследование цвета кожи у жителей Ямайки, где часто бывают браки между неграми и белыми. Он установил, что цвет кожи в основном определяется двумя парами генов, которые он назвал $A-a$ и $B-b$ (здесь большими буквами обозначены гены, обуславливающие потемнение кожи). Генотип негра будет $AABB$, а белого — $aabb$. Все потомки F_1 от скрещивания $aabb \times AABB$ (мулаты) имеют генотип $AaBb$ и промежуточный цвет кожи. У потомства от браков между двумя мулатами наблюдается большая изменчивость по цвету кожи — от столь же темной, как и у исходного родителя-негра, до столь же светлой, как и у исходного родителя-белого.

При полигенном наследовании первое поколение (F_1) бывает промежуточным между родительскими формами и весьма однотипным; напротив, второе поколение (F_2) очень изменчиво и состоит из индивидуумов, распределяющихся по всему диапазону между исходными родительскими типами. Наследование цвета кожи у человека — относительно простой случай полигенной наследственности, так как здесь участвуют всего лишь две пары генов, обладающих выраженным действием. Наследование роста у человека зависит от значительно большего числа генов — возможно, от 10 пар и более. Кроме того, действие этих генов модифицируется внешними условиями, например количеством и качеством пищи. Как это на первый взгляд ни странно, низкий рост доминирует над высоким; таким образом, чем больше заглавных букв в генетической формуле индивидуума, тем ниже его рост. Поскольку рост зависит от многих пар генов и к тому же подвержен влиянию внешних условий (питание и др.), он весьма изменчив: у взрослых людей он варьирует в пределах от 135 до 215 см. Измерив рост тысячи взрослых мужчин, взятых наугад, мы найдем, что лишь у очень немногих из них рост достигает этих крайних величин; у большинства рост близок к средней величине, равной 170 см. Если на графике, на котором по абсциссе отложен рост, а по ординате — число людей данного роста, соединить все последовательные точки (рис. 135),

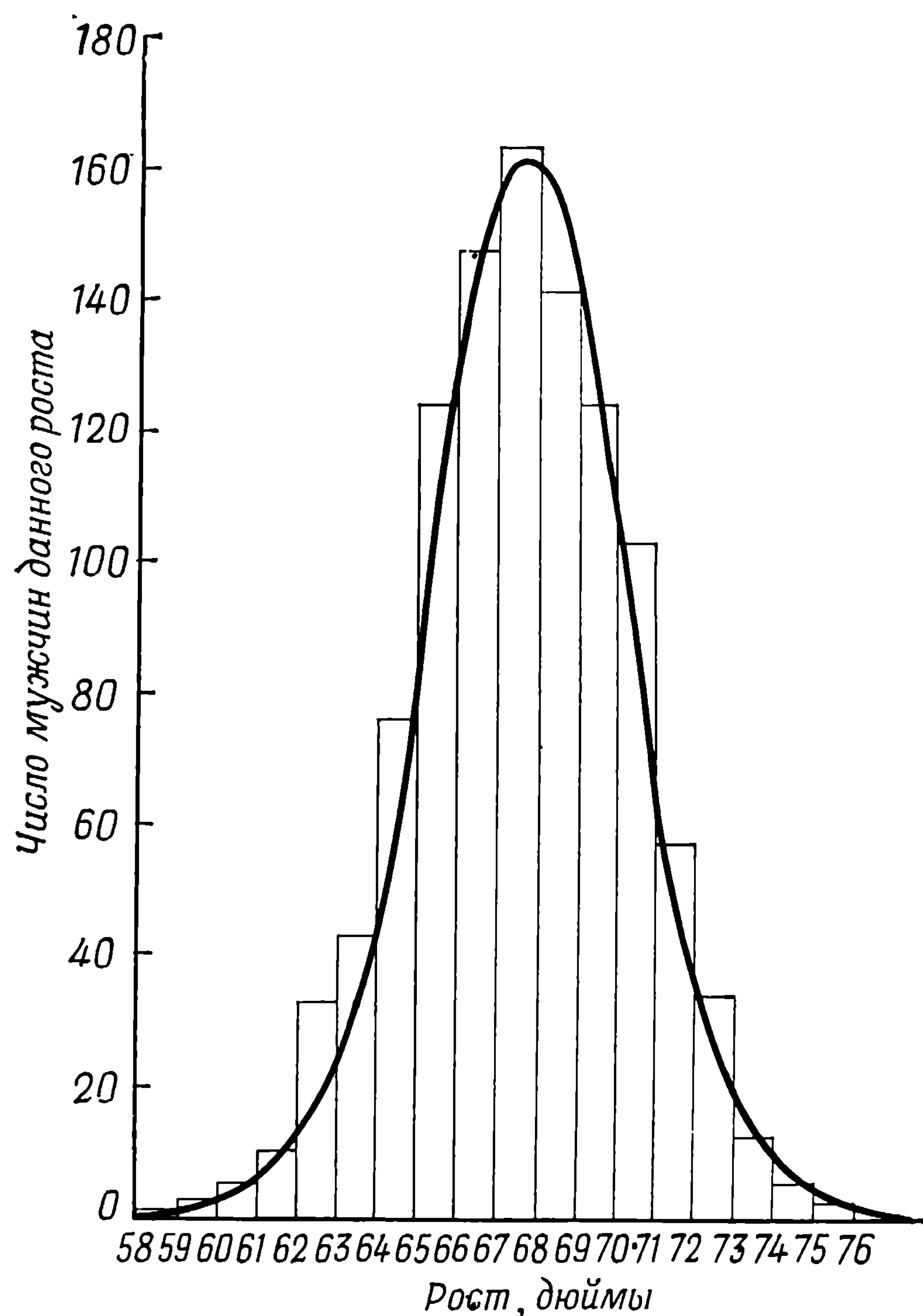


Рис. 135. Распределение по росту 1083 взрослых мужчин — пример «нормальной кривой», или кривой нормального распределения.

Прямоугольники изображают действительное число мужчин каждого из указанных ростов; например, 163 мужчины имели рост от 67 до 68 дюймов (1 дюйм — 2,54 см). Непрерывная кривая представляет собой нормальное распределение со средней величиной и среднеквадратичным отклонением, вычисленным по результатам измерений.

то получится колоколообразная кривая, близкая к нормальной кривой, или *кривой нормального распределения*.

Некоторые признаки сходным образом варьируют у всех живых организмов, и эти вариации обычно дают нормальную кривую. Измерив 1000 раковин моллюсков одного вида или сосчитав число зерен в каждом из 1000 початков кукурузы, число поросят в 1000 опоросов или взвесив 1000 куриных яиц, можно во всех случаях получить нормальную кривую. Признаки, обнаруживающие такое распределение, могут быть вызваны различиями в наследственных факторах, в условиях среды или в сочетании тех и других. Каким образом селекционеры могут вывести линию коров, дающих больше молока, кур, несущих более крупные яйца, или сорт кукурузы с большим числом зерен в початке? Путем отбора на протяжении многих поколений они постепенно выводят нерасщепляющиеся линии с тем или иным желательным признаком; иными словами, линия становится гомозиготной по всем факторам,

положительно влияющим на данный признак. Очевидно, что возможности селекции путем отбора имеют свой предел: если линия гомозиготна по всем желательным генам, дальнейший отбор уже не может улучшить ее качество.

95. МНОЖЕСТВЕННЫЕ АЛЛЕЛИ

Все рассмотренные до сих пор примеры относились к таким точкам хромосомы — *локусам*, которые могут быть заняты одним из аллелей — доминантным или рецессивным. Однако во многих, если не в большинстве локусов могут быть еще и такие аллели, которые отличаются по своему фенотипическому проявлению как от доминантного, так и от рецессивного генов. Три или большее число генов, которые могут находиться в одном и том же локусе, т. е. занимать одно и то же положение в гомологичных хромосомах, называют *серией множественных аллелей*. Все они обуславливают различные фенотипы. Каждая особь в популяции может иметь любые два из таких аллелей, но никак не больше, а каждая гамета, разумеется, содержит только один из них. Однако в популяции в целом соответствующий локус может быть представлен тремя или большим числом аллелей.

По типу множественных аллелей наследуются группы крови O, A, B и AB у человека. Ген I^A содержит код для синтеза в эритроцитах специфического белка — *агглютиногена A*; ген I^B вызывает синтез другого белка — *агглютиногена B*, ген i не продуцирует никакого агглютиногена. Ген i рецессивен по отношению к двум другим, но ни ген I^A , ни ген I^B не доминируют друг над другом. (Символы I^A , I^B и i указывают на то, что все эти три гена — аллели одного и того же локуса.) Таким образом, генотипы $I^A I^A$ и $I^A i$ обуславливают группу крови A, генотипы $I^B I^B$ и $I^B i$ — группу B, а генотип ii — группу O. Если же у человека имеются оба нерецессивных гена I^A и I^B , то у него образуются оба агглютиногена и он имеет группу крови AB (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10
Группы крови человека
(система ABO)

Группа крови	Агглютиногены в эритроцитах	Агглютинины в плазме	Группы, которым может быть перелита кровь	Группы, от которых может быть перелита кровь
O	—	a и b	O, A, B, AB	O
A	A	b	A, AB	O, A
B	B	a	B, AB	O, B
AB	A и B	—	AB	O, A, B, AB

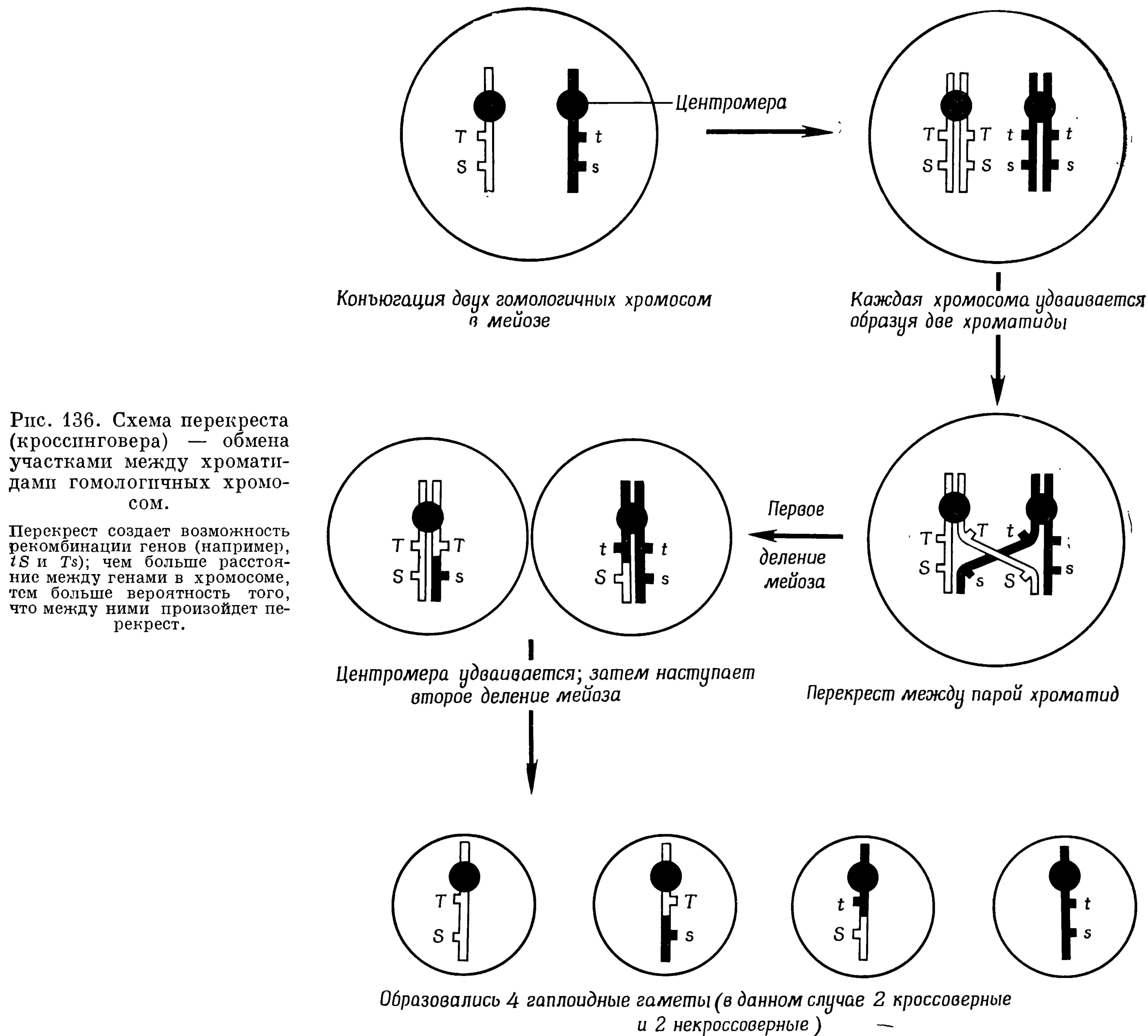


Рис. 136. Схема перекреста (кроссинговера) — обмена участками между хроматидами гомологичных хромосом.

Перекрест создает возможность рекомбинации генов (например, tS и Ts); чем больше расстояние между генами в хромосоме, тем больше вероятность того, что между ними произойдет перекрест.

Поскольку группы крови обусловлены генетически и не изменяются в течение всей жизни, их определение может помочь установить истину в случаях спорного отцовства. Однако на основании группы крови нельзя доказать, что данный человек действительно является отцом данного ребенка; можно лишь установить, что он мог бы быть его отцом, или же, исключить такую возможность. Подумайте: может ли мужчина с группой крови АВ быть отцом ребенка с группой О? Может ли ребенок с группой АВ быть сыном женщины с группой О? Может ли ребенок с группой В иметь мать с группой А и отца с группой А или О?

Наряду с системой АВО существует еще с десятков других систем групп крови, в том числе система MN и серия аллелей Rh; они определяются другими генами и наследуются независимо от групп АВО. Определение всех этих групп позволяет иногда выяснять родственные отношения, которые нельзя было бы достоверно установить на основании одних лишь групп системы АВО.

96. СЦЕПЛЕНИЕ И ПЕРЕКРЕСТ

У любого животного или растения генов во много раз больше, чем хромосом. У человека 23 пары хромосом (рис. 117) и тысячи пар ге-

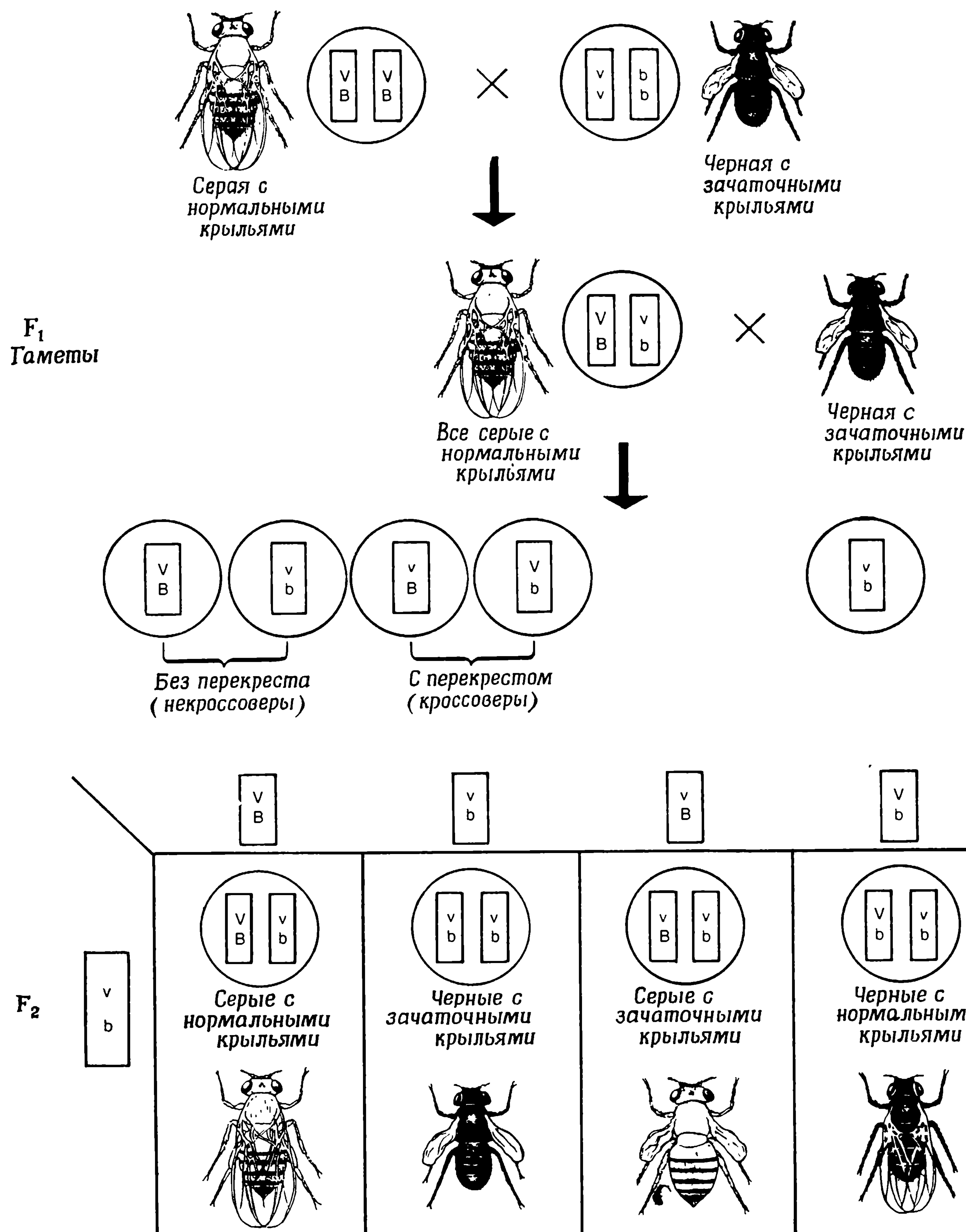


Рис. 137. Схема скрещивания при наличии сцепления и перекреста.

Гены, определяющие зачаточные или нормальные крылья (v , V) и черную или серую окраску тела (b , B) у плодовой мушки, сцеплены между собой, так как лежат в одной и той же хромосоме.

нов; из этого очевидно, что на каждую хромосому приходится по многу генов. Хромосома передается по наследству как единое целое, так как при конъюгации и расхождении в мейозе она сохраняет свою целостность; поэтому все гены, локализованные в одной хромосоме, обычно наследуются совместно. Если бы хромосомы как комплексы объединенных генов никогда не изменялись, то соответствующие признаки всегда наследовались бы совместно, т. е. сцепление их было бы абсолютным. Однако в мейозе, во время синапсиса, гомологичные хромосомы могут обмениваться целыми участ-

ками — процесс, получивший название *кроссинговера*, или *перекреста* (рис. 136). Этот обмен носит случайный характер и одинаково возможен в любом участке хромосомы по всей ее длине. Во время одного мейотического деления может произойти даже несколько таких обменов в разных частях одной и той же хромосомы. Из этого следует, что чем больше расстояние между какими-либо двумя генами, тем больше вероятность того, что между ними произойдет перекрест.

У плодовой мушки аллели V (нормальные крылья) и v (зачаточные крылья), B (серая ок-

раска тела) и *b* (черная окраска тела) лежат в одной и той же паре хромосом. Поэтому они обычно наследуются совместно, то есть, как говорят, сцеплены между собой. Какого потомства можно ожидать от скрещивания гомозиготной мухи *VV BB* с гомозиготной мухой *vvbb*? Это будут, конечно, мухи с серым телом и нормальными крыльями — гетерозиготы с генотипом *VvBb*. Но если скрестить одну из этих гетерозигот с гомозиготной мухой *vvbb* (рис. 137), т. е. произвести анализирующее скрещивание, то соотношение фенотипов в потомстве будет отличаться от того, какое обычно получают в подобных случаях. Если бы эти две пары генов не были сцеплены, а находились в разных хромосомах, то потомство расщепилось бы в отношении 1 серая с нормальными крыльями : 1 черная с нормальными крыльями : 1 серая с зачаточными крыльями : 1 черная с зачаточными крыльями. А если бы сцепление этих генов было полным и между ними не происходило перекреста, то появились бы только первоначальные родительские типы — серые мухи с нормальными крыльями и черные с зачаточными крыльями, причем в равном числе. Однако на участке с локусом *V* и локусом *B* происходит иногда перекрест, и поэтому среди потомства оказывается некоторое число серых мух с зачаточными крыльями и черных с нормальными крыльями (рис. 137). Конечно,

большая часть этих потомков будет сходна с первоначальными родителями (серые с нормальными и черные с зачаточными крыльями). В данном конкретном случае перекрест между генами происходит примерно в каждой пятой клетке, т. е. в 20% клеток, претерпевающих



Рис. 138. Схема, показывающая, как можно определить порядок расположения генов *A*, *B* и *C* по частоте перекреста между ними в трех попарных сочетаниях (*AB*, *BC* и *AC*).

мейоз; таким образом, потомство от анализирующего скрещивания будет расщепляться приблизительно в отношении 40 серых с нормальными крыльями : 40 черных с нормальными крыльями : 10 серых с зачаточными крыльями : 10 черных с зачаточными крыльями. За единицу расстояния между двумя генами в хромосоме принимают 1% перекреста между ними; следовательно, можно сказать, что расстояние между генами *V* и *B* составляет 20 единиц.

У некоторых видов частоту перекреста между определенными генами удалось определить достаточно точно. Все эти экспериментальные

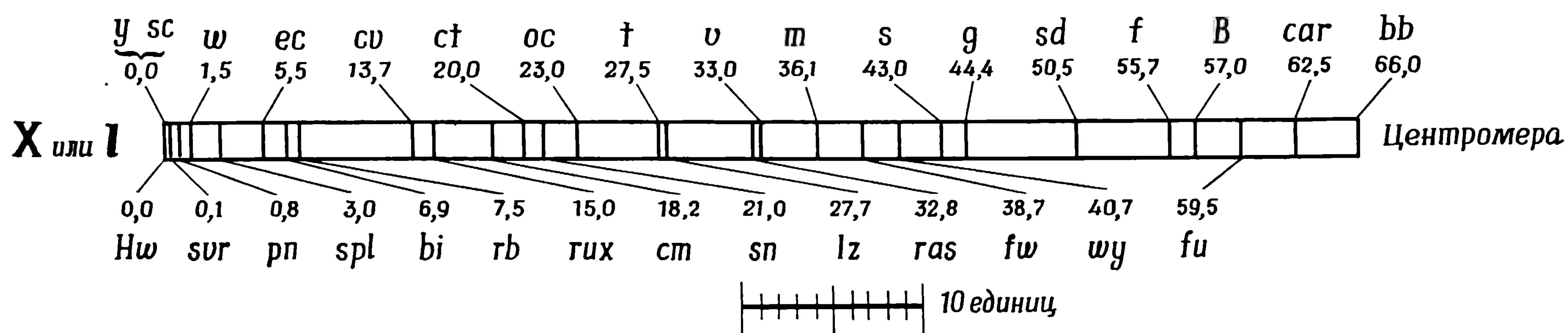


Рис. 139. Карта X-хромосомы *Drosophila melanogaster*, составленная по данным о перекресте.

Сокращенные обозначения генов:

<i>y</i> (yellow)	— желтая окраска тела;	<i>oc</i> (ocelliless)	— отсутствие глазков; мутантные самки стерильны.
<i>Hw</i> (Hairy wing)	— волосатые крылья; добавочные щетинки на жилках крыльев, на голове и груди.	<i>t</i> (tan)	— смуглый; тело и антенны рыжеватые.
<i>sc</i> (scute)	— бесщетиновый; отсутствие некоторых щетинок, в особенности скутеллярных.	<i>lz</i> (lozenge)	— ромбовидный; глаза сужены.
<i>svr</i> (silver)	— серебристый; серебристая окраска тела.	<i>ras</i> (raspberry)	— малиновые глаза.
<i>pn</i> (prune)	— черносливовый; темный, коричнево-красный цвет глаз.	<i>v</i> (vermillion)	— киноварный цвет глаз.
<i>w</i> (white)	— белоглазый.	<i>m</i> (miniature)	— миниатюрный; крылья сильно уменьшены.
<i>spl</i> (split)	— расщепление щетинки.	<i>fw</i> (furrowed)	— бороздчатые глаза.
<i>ec</i> (echinus)	— ежеобразный; крупные глаза с грубой текстурой.	<i>wy</i> (wavy)	— волнистый; крылья волнообразно искривлены.
<i>bi</i> (bifid)	— слияние жилок у основания крыла.	<i>s</i> (sable)	— соболиный; тело темное.
<i>rb</i> (ruby)	— рубиновоглазый.	<i>g</i> (garnet)	— гранатовогоглазый.
<i>cv</i> (crossveinless)	— отсутствие поперечной жилки крыла.	<i>sd</i> (scalloped)	— зазубренные края крыльев.
<i>tux</i> (roughex)	— маленькие глаза с грубой текстурой.	<i>f</i> (forked)	— вильчатые щетинки.
<i>cm</i> (carmine)	— карминный; темно-рубиновый цвет глаз.	<i>B</i> (Bar)	— полосковидные глаза.
<i>ct</i> (cut)	— обрезанный край крыла.	<i>fu</i> (fused)	— слияние жилок в основании крыла; мутантные самки стерильны.
<i>sn</i> (singed)	— опаленный; загнутые щетинки и волоски.	<i>car</i> (carnation)	— алогоглазый; темно-рубиновый цвет глаз.
		<i>bb</i> (bobbed)	— подстриженный; короткие щетинки.

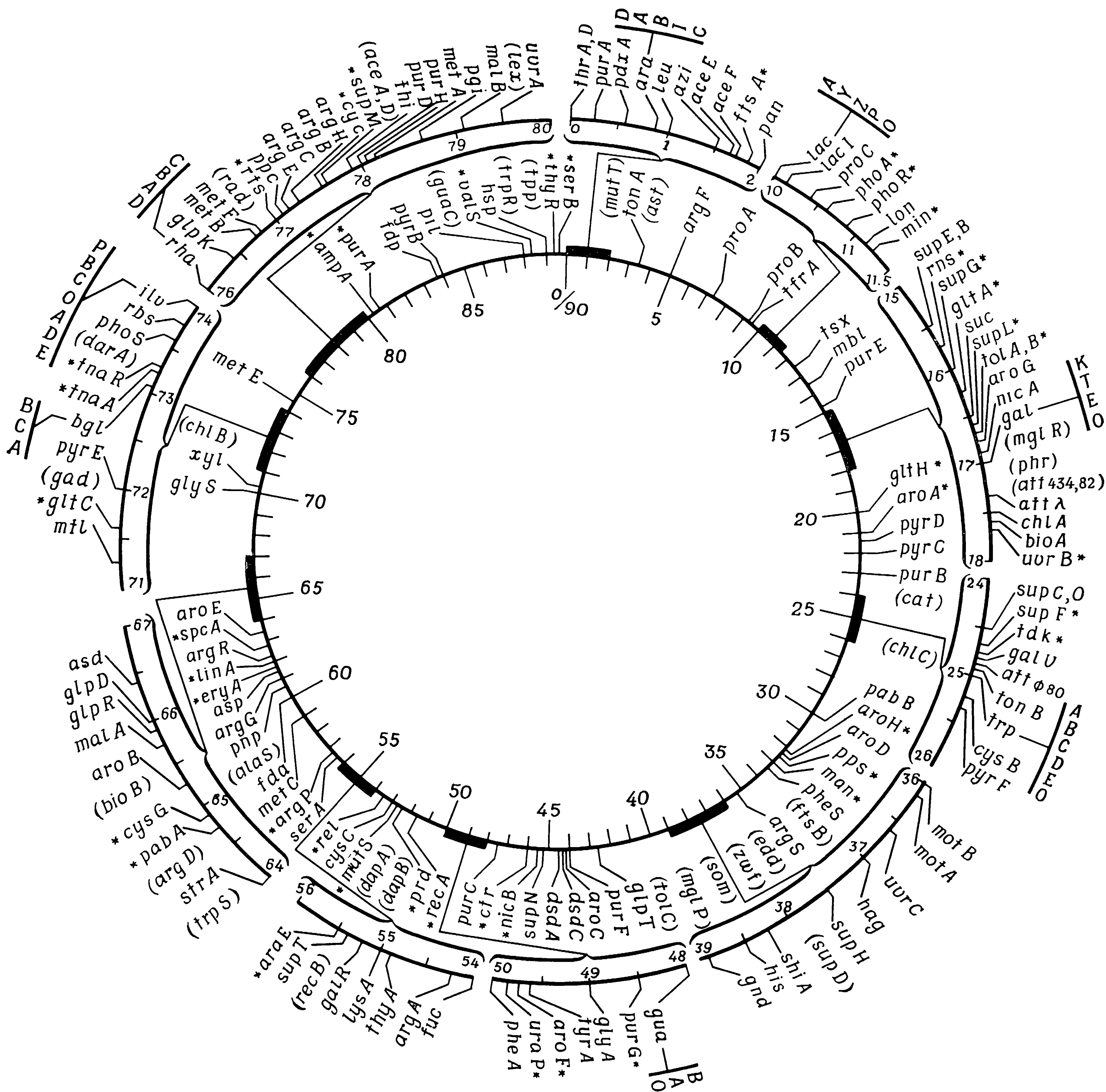


Рис. 140. Карта расположения генетических локусов в кольцевой хромосоме кишечной палочки.

данные согласуются с представлением о том, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке. Если три гена *A*, *B* и *C* находятся в одной и той же хромосоме, то частота перекреста между *A* и *C* равна либо сумме, либо разности частот перекреста между *A* и *B* и между *B* и *C*. Например, если перекрест между *A* и *B* происходит в 5% случаев, а между

B и *C* — в 3%, то частота перекреста между *A* и *C* оказывается равной либо 8% (если *C* лежит правее *B*), либо 2% (если *C* находится между *A* и *B*) (рис. 138). Сопоставляя результаты огромного числа скрещиваний, удалось построить детальные карты хромосом, показывающие расположение в них различных генов (рис. 139).

Перекресты происходят случайно, и поэтому между двумя локусами одной хромосомы может одновременно произойти два или даже несколько перекрестов. По потомству можно непосредственно судить лишь о частоте *рекомбинаций*, а не о действительной частоте перекрестов. Последняя несколько превышает наблюдаемую частоту рекомбинаций, так как между двумя определенными локусами может произойти одновременно два перекреста, что приведет к восстановлению первоначальных сочетаний генов в этих локусах.

Гены, лежащие в одной хромосоме и поэтому склонные наследоваться совместно, составляют одну *группу сцепления*. Число таких групп, определяемое генетическими методами, всегда равно гаплоидному числу хромосом. Наиболее детальные карты хромосом составлены для кишечной палочки, имеющей только одну кольцевую хромосому (рис. 140), и для плодовой мушки, у которой четыре пары хромосом. Построены также довольно подробные карты хромосом для кукурузы, мыши, нейроспоры и некоторых бактерий и вирусов.

Явление сцепления позволяет объяснить, почему некоторые признаки у человека и других организмов часто наследуются совместно: наследование таких признаков определяется генами, лежащими в одной хромосоме и притом довольно близко друг к другу. Кроссинговер служит еще одним фактором, способствующим генетической рекомбинации, и тем самым он способствует эволюции, создавая возможность появления новых сочетаний генетических единиц в потомстве.

97. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА

Исключение из общего правила тождественности гомологичных хромосом по величине и форме представляют *половые хромосомы*. У большинства видов самка имеет две идентичные половые хромосомы, называемые *Х-хромосомами*, тогда как самец имеет только одну Х-хромосому и еще одну, меньшую по размерам половую хромосому, называемую *Y-хромосомой*, с которой его Х-хромосома конъюгирует в мейозе. Таким образом, мужчины имеют 22 пары обычных хромосом (или *аутосом*) плюс одну Х- и одну Y-хромосому, а женщины — 22 пары обычных хромосом плюс две Х-хромосомы (рис. 117). У бабочек и птиц самцы, наоборот, имеют две Х-хромосомы, а самки — Х- и Y-хромосому!

У человека и у других видов, у которых самец имеет одну Х- и одну Y-хромосому, образуются сперматозоиды двух типов: одна

половина их содержит Х-хромосому, а другая — Y-хромосому. Все яйцеклетки содержат по одной Х-хромосоме. Оплодотворение яйцеклетки (с Х-хромосомой) сперматозоидом, содержащим Х-хромосому, ведет к образованию женской зиготы ХХ; оплодотворение же ее сперматозоидом с Y-хромосомой дает мужскую зиготу ХY. Так как число сперматозоидов с Х-хромосомой и с Y-хромосомой примерно одинаково, мальчики и девочки рождаются примерно в равном числе. Однако на каждые 100 девочек рождается около 106 мальчиков, а соотношение мужских и женских зигот в момент зачатия, как полагают, еще выше. Одно из возможных объяснений такого неравенства состоит в том, что Y-хромосома меньше Х-хромосомы, поэтому содержащие ее сперматозоиды легче тех, которые содержат Х-хромосому, и могут плыть несколько быстрее; таким образом, они оплодотворяют яйцеклетки несколько чаще, чем в половине случаев.

Хотя к моменту рождения имеется небольшой избыток мальчиков, смертность среди них в первые 10 лет жизни несколько выше, чем среди девочек, так что к 10 годам соотношение полов выравнивается; в дальнейшем эта неодинаковая смертность приводит к тому, что женщин оказывается даже больше, чем мужчин.

98. ПРИЗНАКИ, СЦЕПЛЕННЫЕ С ПОЛОМ

У человека Х-хромосома содержит много генов, тогда как в Y-хромосоме их очень мало — это главным образом гены, определяющие мужской пол. Признаки, контролируемые генами, локализованными в Х-хромосоме, называются *сцепленными с полом*, так как наследование их связано с наследованием пола. Потомки мужского пола получают свою единственную Х-хромосому от матери; поэтому от матери же они наследуют и все гены, определяющие признаки, сцепленные с полом. Потомки женского пола получают по одной Х-хромосоме от матери и от отца. В мужской зиготе, имеющей лишь одну Х-хромосому, содержится только по одному гену из каждой пары генов, локализованных в Х-хромосоме.

Гены, определяющие красный или белый цвет глаз у плодовой мушки, находятся в Х-хромосоме и, следовательно, сцеплены с полом. Самца, у которого имеется только один ген цвета глаз, нельзя назвать ни гомозиготным, ни гетерозиготным; его называют *гемизиготным* по данному гену (и по любому гену, находящемуся в Х-хромосоме). Ген красного цвета глаз *R* доминирует над геном белого цвета *r*. Во избежание путаницы в генотипическую

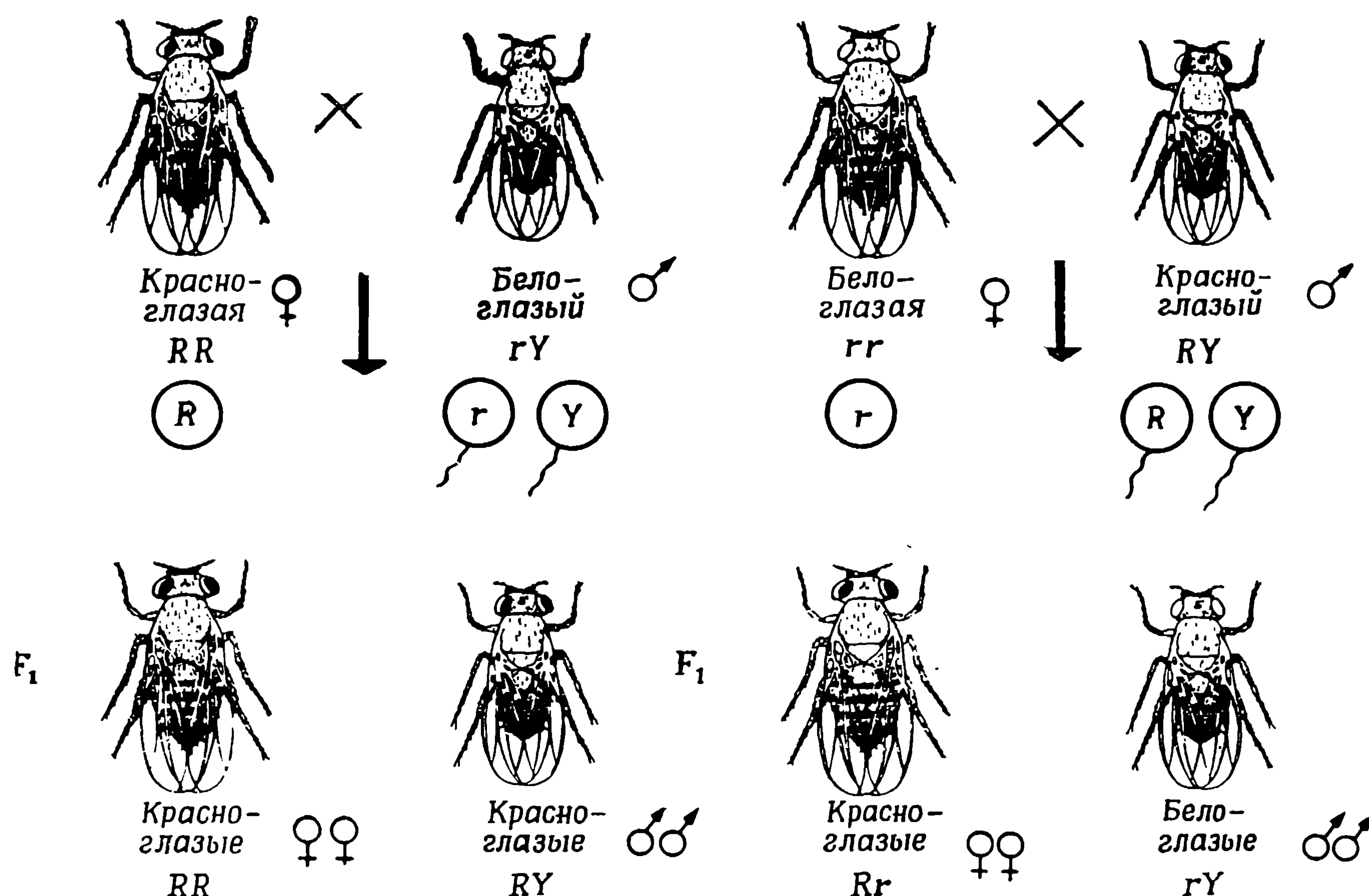


Рис. 141. Наследование цвета глаз у плодовой мушки — пример наследования, сцепленного с полом.

Ген, определяющий белый цвет глаз (так же как и его нормальный аллель — ген красной окраски глаз), находится в X-хромосоме; поэтому передача этого признака сцеплена с наследованием пола.

формулу самца вводят символ Y . При скрещивании гомозиготной красноглазой самки (RR) с белоглазым самцом (rY) все потомство оказывается красноглазым (рис. 141); при этом сыновья имеют генотип RY , а дочери — Rr . Однако при скрещивании красноглазого самца (RY) с белоглазой самкой (rr) сыновья будут уже белоглазыми (rY), а дочери, как и в предыдущем случае, красноглазыми (Rr).

У человека гены гемофилии и цветовой слепоты находятся в X-хромосоме и наследование этих аномалий сцеплено с полом. Гемофилия — болезнь, при которой нарушено свертывание крови, так что даже небольшой порез приводит к обильному кровотечению. Мутантный ген гемофилии обуславливает отсутствие так называемого антигемофилического глобулина — одного из веществ, участвующих в механизме свертывания крови. Этот сцепленный с полом рецессивный ген встречается сравнительно редко; гемофилия обычно проявляется у мужчин, так как у женщин для ее проявления должно быть два аномальных гена. Однако даже среди мужчин это очень редкое заболевание; у женщин оно вообще оставалось неизвестным до 1951 года, когда был описан единственный случай. Английская королева Виктория была гетерозиготна по гену гемофилии и передала его некоторым из своих детей и внуков (рис. 142).

Сцепленным с полом заболеванием, наследуемым по рецессивному типу, является также одна из форм цветовой слепоты, при которой

человек неспособен отличать красный цвет от зеленого. Этим дефектом зрения страдает около 4% мужского населения, но менее 1% женского. Так же как и в случае гемофилии, для его проявления у женщины необходимы два гена, а у мужчины — только один. (Предположим, что отец и сын страдают цветовой слепотой, а у матери зрение нормальное; от кого из родителей сын унаследовал цветовую слепоту? Может ли его сестра также оказаться цветнослепой?)

99. ПРИЗНАКИ, ЗАВИСИМЫЕ ОТ ПОЛА

Некоторые признаки, называемые *зависимыми от пола*, определяются генами, находящимися не в X-хромосомах, а в одной из пар аутосом. Однако проявление таких признаков зависит от пола животного, что обычно связано с действием мужских или женских половых гормонов. Например, наличие или отсутствие рогов у овец контролируется одной парой генов, причем ген H , обуславливающий рогатость, доминирует у самцов, но рецессивен у самок, а его аллель h , обуславливающий безрогость, наоборот, рецессивен у самцов и доминантен у самок. Поэтому животное с генотипом HH будет рогатым независимо от его пола; животное с генотипом hh будет независимо от пола безрогим; наконец, при наличии генотипа Hh оно будет рогатым, если это самец, и безрогим, если это самка.

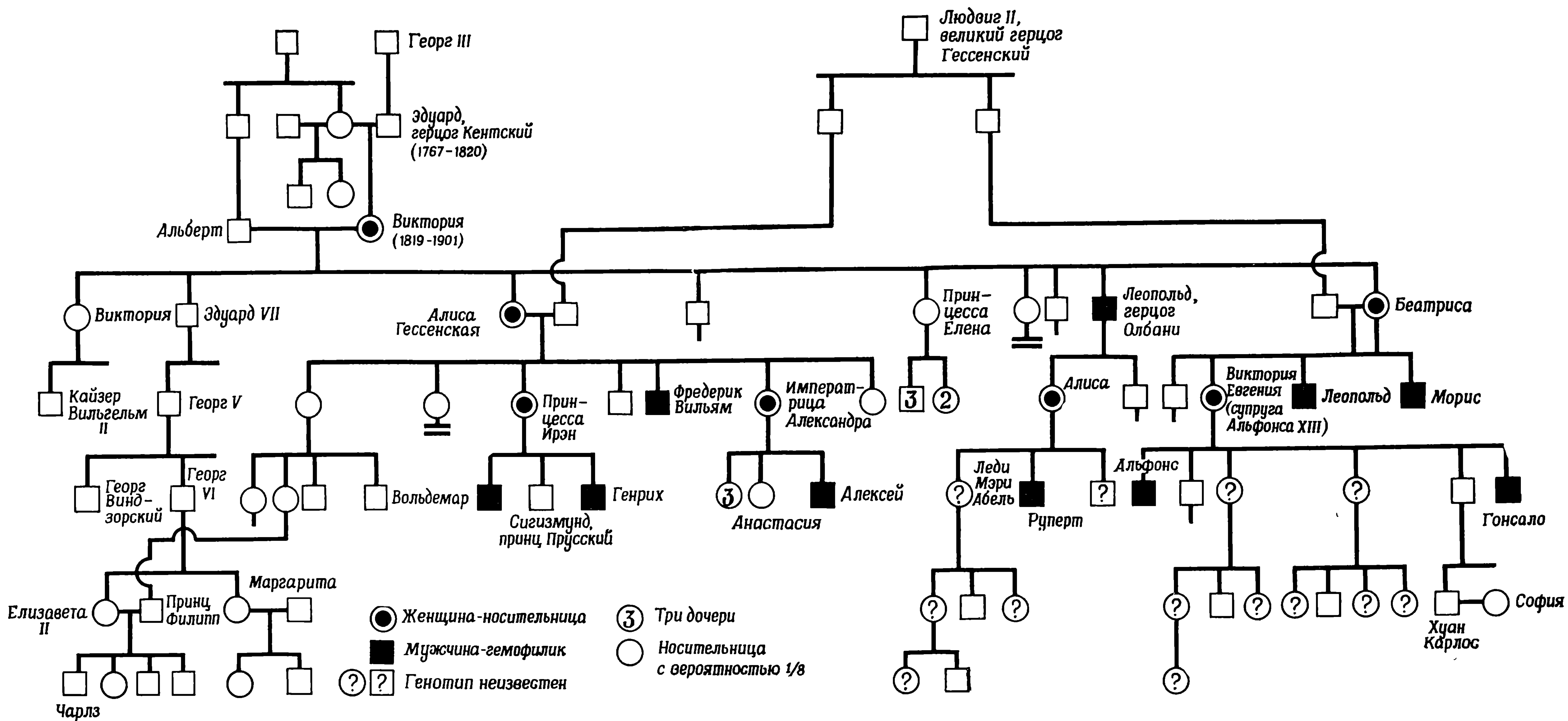


Рис. 142. Родословная королевы Виктории и ее потомков, показывающая наследование гемофилии в нескольких поколениях.

100. ИНБРИДИНГ, АУТБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС

Широко распространено мнение, что *инбридинг* — скрещивание близкородственных организмов, например братьев с сестрами, — вреден и ведет к появлению у потомства различных дефектов. Между тем в самом акте инбридинга нет ничего вредного. Селекционеры постоянно применяют инбридинг для улучшения пород крупного рогатого скота, сортов кукурузы или дынь. Однако инбридинг сильно повышает вероятность перехода рецессивных генов в гомозиготное состояние и их фенотипического проявления. Все организмы гетерозиготны по многим генам, и рецессивные аллели некоторых из этих генов обуславливают в гомозиготном состоянии нежелательные признаки. Если линия гетерозиготна по многим желательным рецессивным генам, инбридинг может ее улучшить. Большинство людей гетерозиготны по рецессивным генам, обуславливающим нежелательные признаки, и поэтому у потомства от близкородственных браков относительно часто наблюдаются врожденные аномалии.

Напротив, при *аутбридинге* — скрещивании совершенно неродственных линий или особей — потомство часто бывает крупнее, жизнеспособнее и долговечнее обоих родителей. Такого рода *гибридная мощь*, или *гетерозис*, проявляется, например, у мула — гибрида между лошадью и ослом. Почти вся кукуруза, выращиваемая в США, представляет собой специальный гибрид, выведенный Департаментом земледелия путем скрещивания четырех различных сортов (рис. 143).

Явление гетерозиса можно объяснить следующим образом. Каждая из родительских линий кукурузы гомозиготна по некоторым нежелательным рецессивным генам, но любые две линии гомозиготны по разным генам, и каждая из них содержит доминантные гены, прикрывающие нежелательные рецессы другой линии. Предположим, например, что одна родительская линия имеет генотип $AAbbCCdd$, а другая — $aaBBccDD$ (прописные буквы обозначают гены каких-то доминантных желательных признаков, а строчные — их рецессивные аллели, обуславливающие нежелательные признаки). Тогда гибридное потомство будет иметь генотип $AaBbCcDd$ и, таким образом, объединит в своем фенотипе все желательные признаки обеих родительских форм, не унаследовав ни одной из нежелательных особенностей. В действительности, конечно, дело обстоит значительно сложнее.

101. РЕШЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ

В области генетики, так же как и в математике, студент, хорошо усвоивший несколько основных принципов, может решать весьма разнообразные задачи. Важнейшие принципы генетики сводятся к следующему: 1) в передаче наследственной информации участвуют оба родителя, и оба они вносят одинаковый вклад в генетическую конституцию потомства; 2) гены не могут измениться вследствие того, что они совместно существуют в гетерозиготной особи на протяжении целого поколения; 3) каждая особь имеет по два гена, относящихся к тому или иному локусу, тогда как яйцо или сперматозоид содержат лишь по одному такому гену; 4) две пары генов, находящиеся в разных хромосомах, наследуются независимо друг от друга; 5) две пары генов, находящиеся в одной и той же хромосоме, имеют тенденцию наследоваться совместно, но могут разделяться в случае перекреста; 6) яйцеклетки и сперматозоиды соединяются в чисто случайных комбинациях: между гаметами, со-

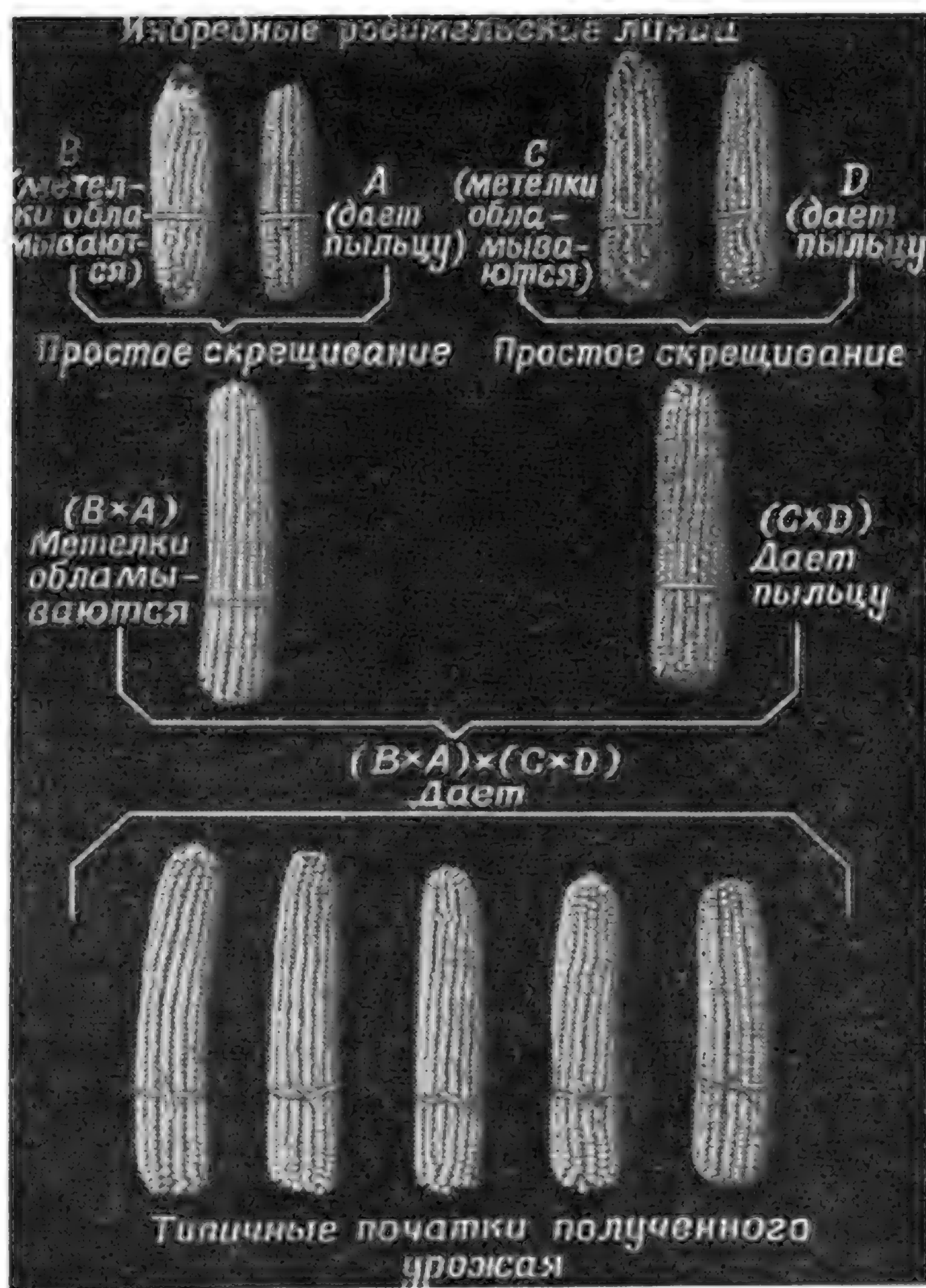


Рис. 143. Скрещивание гибридных линий кукурузы для получения производственного сорта, обладающего большой гибридной мощью.

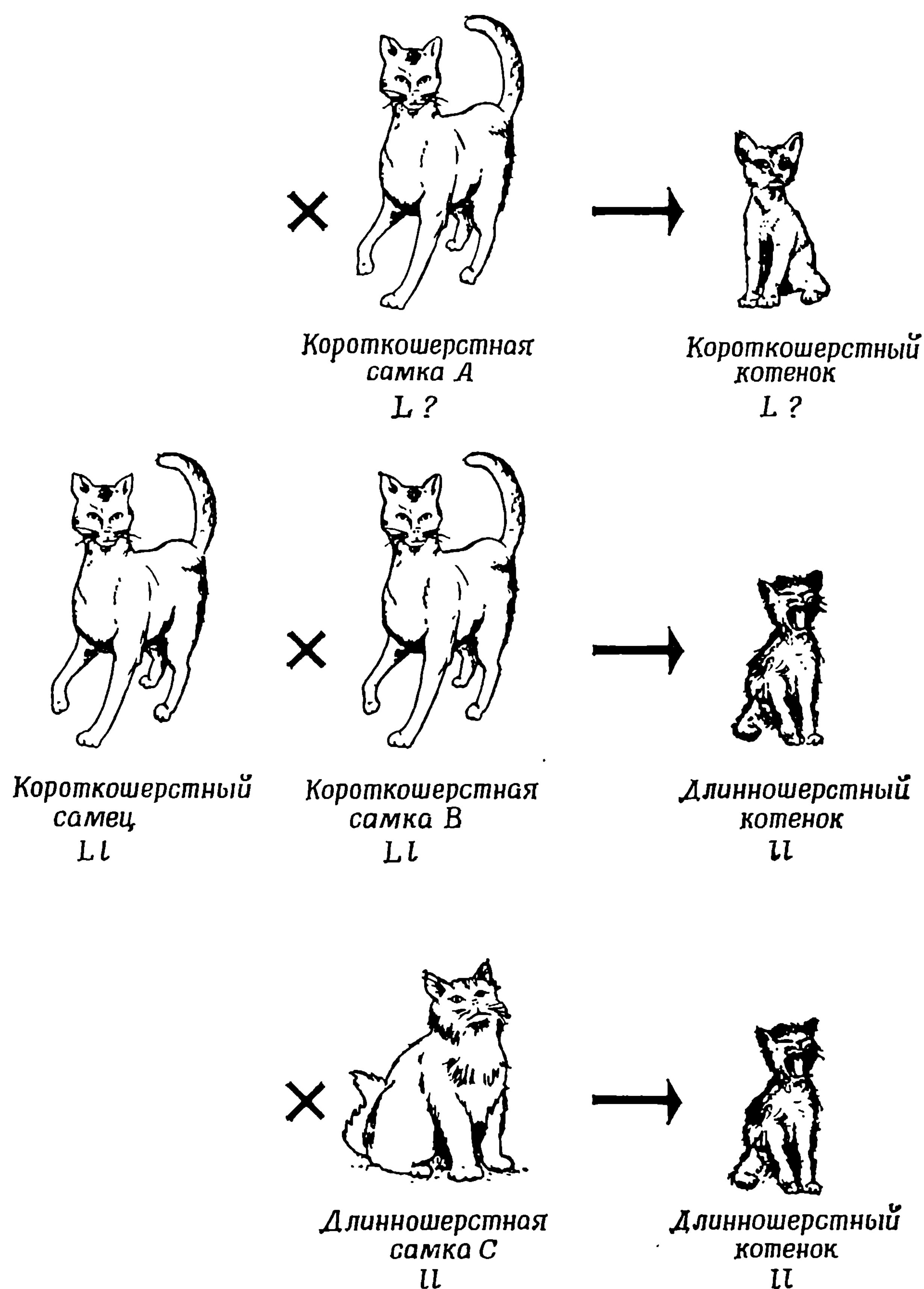


Рис. 144. Определение генотипов родителей по фенотипам потомков на примере наследования длинной и короткой шерсти у кошек (объяснение в тексте).

держащими одни и те же гены, нет ни «притяжения», ни «отталкивания».

При решении генетических задач рекомендуется придерживаться следующих правил:

1. Записывать символы, используемые для обозначения каждого гена.

2. Выяснять генотипы родителей, определяя их по фенотипам самих родителей, а если этого недостаточно, то и по фенотипам потомков.

3. Определять все типы яйцеклеток и сперматозоидов, образующихся у каждого из родителей.

4. Начертить решетку Пеннета, выписав слева от нее все возможные типы сперматозоидов, а сверху — все возможные типы яйцеклеток.

5. Заполнить клетки решетки, записав в них генотипы соответствующих потомков, и определить соотношения в потомстве разных генотипов и разных фенотипов.

Метод решения генетических задач можно проиллюстрировать следующим примером. Длина шерсти у кошек — признак наследственный; ген длинношерстности (l), имеющийся, например, у персидских кошек, рецессивен по отношению к гену короткошерстности (L) наших обычных кошек. Предположим, что короткошерстного самца скрещивают с тремя различными самками — двумя короткошерстными (А и В) и одной длинношерстной (С) (рис. 144). У кошки А рождается один короткошерстный котенок, а у кошек В и С — по одному длинношерстному. Какого потомства можно ожидать от дальнейших скрещиваний этого кота с теми же тремя кошками?

Поскольку ген, определяющий длинную шерсть, рецессивен, ясно, что все длинношерстные особи должны быть гомозиготны (ll). Таким образом, можно заключить, что кошка С и котенок, рожденные кошками В и С, имеют генотип ll . Все короткошерстные особи содержат по крайней мере один ген L . У кота шерсть короткая, но у некоторых его потомков — длинная; следовательно, он должен быть гетерозиготным по данному признаку и иметь генотип Ll . Факт рождения от короткошерстной кошки В длинношерстного котенка доказывает, что эта кошка тоже гетерозиготна и имеет генотип Ll . На основании приведенных данных нельзя определить генотип кошки А — она может быть и гомозиготной короткошерстной (LL), и гетерозиготной (Ll). В решении этого вопроса могло бы помочь анализирующее скрещивание с длинношерстным самцом (подумайте, каким образом). При дальнейших скрещиваниях короткошерстного самца (Ll) с длинношерстной самкой С (ll) мы получали бы короткошерстных и длинношерстных котят в отношении 1:1, а при дальнейших скрещиваниях того же самца с короткошерстной самкой В — втрое больше короткошерстных котят, чем длинношерстных.

Логическое использование перечисленных выше шести принципов позволит каждому студенту решать разнообразные генетические задачи и предсказывать результаты различных скрещиваний.

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Вопросы, рассмотренные в гл. VIII, касались в основном результатов, ожидаемых от скрещивания той или иной пары родителей с известными генотипами. Описанные в ней закономерности позволяют предсказывать вероятность получения каждого из возможных типов потомства. Но в генетике не меньшее значение имеют вопросы, касающиеся относительной частоты появления контрастирующих признаков в целой популяции особей. При этом генетика интересуется распределением тех или иных аллелей в популяции в целом. Гены каждой пары, например аллели A и a , распределяются таким образом, что отдельная особь, входящая в состав популяции, может иметь один из трех генотипов — AA , Aa или aa . Если ни один из этих генотипов не имеет никаких селективных преимуществ перед двумя другими (т. е. если отбор не благоприятствует сохранению одного генотипа в ущерб другим), то частоты генов A и a в последовательных поколениях будут оставаться неизменными. До тех пор пока у особей, обладающих этими генотипами, будут совершенно равные шансы на спаривание и оставление потомства, все три генотипа будут представлены в той же пропорции, в какой они содержались в исходной популяции.

102. ЗАКОН ХАРДИ — ВЕЙНБЕРГА

Для того чтобы понять, каким образом это получается, рассмотрим следующий пример. Предположим, что в исходной популяции интересующие нас генотипы представлены в соотношении $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$. Если все члены популяции выбирают себе партнера для размножения случайным образом и если все пары производят примерно одинаковое число потомков, то каким будет соотношение этих трех генотипов в следующем поколении? Это можно вычислить, пользуясь данными табл. 11, где приведены все возможные типы скрещиваний, частоты их при условии случайных встреч, типы и численные соотношения потомков, получаемых от каждого типа скрещивания. Просуммировав число потомков всех типов, мы легко

убедимся, что в следующем поколении соотношение особей с различными генотипами также составит $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$.

Спустя всего лишь 8 лет после вторичного открытия законов Менделя, за год до того, как Иогансон в 1909 году предложил назвать менделевские наследственные факторы «генами», английский математик Дж. Харди и немецкий врач Г. Вейнберг независимо друг от друга установили, что частоты генотипов в популяции можно выразить определенным математическим уравнением. Если мы помножим бином, члены которого представляют собой частоты генов A и a для совокупности сперматозоидов (частота гена A + частота гена a), на другой такой же бином для совокупности яйцеклеток, то получим выражение, члены которого будут соответствовать частотам различных генотипов в потомстве (частота AA + частота Aa + частота aa).

Это совершенно аналогично той операции, которой мы пользовались в предыдущей главе для предсказания генотипов потомства от того или иного скрещивания, с той лишь разницей, что теперь перед символом каждого гена ставится дробь, равная частоте этого гена в популяции; например: $(1/2 A + 1/2 a) \times (1/2 A + 1/2 a) = 1/4 AA + 1/2 Aa + 1/4 aa$.

При таких расчетах частоты генов обычно выражают десятичными дробями, так как их проще умножать. Рассмотрим пару аллелей, находящихся в популяции в соотношении $0,7 A : 0,3 a$. Иными словами, 70% яйцеклеток содержат ген A и 30% — ген a ; точно так же 70% сперматозоидов содержат ген A и 30% — ген a . При случайном комбинировании этих яйцеклеток со сперматозоидами получится потомство с соотношением генотипов $0,49 AA + 0,42 Aa + 0,09 aa$; именно такой результат дает умножение $(0,7 A + 0,3 a) \times (0,7 A + 0,3 a)$.

103. ГЕНОФОНДЫ И ГЕНОТИПЫ

Генетический состав популяции какого-либо организма называют ее *генофондом*. Иначе говоря, генофонд — это совокупность всех генов,

ТАБЛИЦА 11

Потомство свободно скрещивающейся популяции, имеющей состав $\frac{1}{4} AA : \frac{1}{2} Aa : \frac{1}{4} aa$

Скрещивание		Частота	Потомство
самец	самка		
AA	AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} AA$
AA	Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{16} Aa$
AA	aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} Aa$
Aa	AA	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{16} Aa$
Aa	Aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} AA + \frac{1}{8} Aa + \frac{1}{16} aa$
Aa	aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} Aa + \frac{1}{16} aa$
aa	AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} Aa$
aa	Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16} Aa + \frac{1}{16} aa$
aa	aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16} aa$
			Всего: $\frac{4}{16} AA + \frac{8}{16} Aa + \frac{4}{16} aa$

которые имеются у особей, составляющих данную популяцию. Генофонд можно противопоставить *генотипу*, т. е. генетической конституции отдельной особи. Каждая особь может содержать только два аллеля каждого данного гена; напротив, в генофонде популяции может содержаться любое число различных аллелей того или иного гена. В наследовании групп крови системы АВО (разд. 95) участвуют три аллеля — I^A , I^B и i . В популяции имеются все три аллеля, но у каждого человека может быть лишь один или два из них.

В генофондах разных популяций одного и того же вида соотношения между определенными аллелями могут быть различными. В одной популяции аллели A и a могут, например, находиться в отношении 0,5 : 0,5, а в другой — в отношении 0,7 : 0,3. Если в этой второй популяции все особи имеют равные шансы достигнуть половой зрелости и равные возможности для образования гамет, то 70% сперматозоидов, произведенных всеми самцами, будут содержать ген A и 30% — ген a . Точно так же 70% яйцеклеток, образовавшихся у всех самок, будут иметь ген A и 30% — ген a . При случайном соединении этих яйцеклеток со сперматозоидами соотношение различных генотипов в потомстве составит $0,49 AA + 0,42 Aa + 0,09 aa$:

		Сперматозонды	
		0,7 A	0,3 a
Яйцеклетки	0,7 A	0,49 AA	0,21 Aa
	0,3 a	0,21 Aa	0,09 aa

При этом генофонд потомства будет совершенно идентичен генофонду родительского поколения!

В более общей форме это можно представить формулой $(pA + qa)^2$, где p — частота одного

аллеля (в нашем примере 0,7 для гена A), а q — частота другого аллеля (0,3 для гена a). Умножение $(pA + qa) \times (pA + qa)$ дает $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$. Поскольку в нашем случае $p = 0,7$, то $p^2 = 0,7 \times 0,7 = 0,49$; это и будет частота генотипа AA . Так же находим частоту генотипа aa : $q = 0,3$, $q^2 = 0,3 \times 0,3 = 0,09$; наконец, частота гетерозигот Aa равна $2pq = 2 \times 0,7 \times 0,3 = 0,42$.

Путем аналогичных расчетов можно показать, что и следующее поколение, и каждое из дальнейших поколений будут иметь такой же генофонд (0,7 A + 0,3 a) и между всеми тремя генотипами сохранится то же соотношение (0,49 AA : 0,42 Aa : 0,09 aa). Однако это верно лишь при следующих условиях: 1) гены A и a не мутируют; 2) особи с тремя различными генотипами имеют равные шансы выжить, найти партнера для размножения и оставить потомство; при этом выбор партнеров не зависит от их генотипа; 3) популяция достаточно велика, так что случайные отклонения не оказывают влияния на частоты генов.

104. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА ЭВОЛЮЦИИ

Концепция постоянства генотипического состава популяции на протяжении ряда поколений известна как *закон Харди — Вейнберга*. После того как этот закон был установлен, Дж. Холдейн, Р. Фишер и С. Райт разработали математические методы, позволяющие анализировать наследование того или иного признака в данной популяции. В дальнейшем стало ясно, что процесс эволюции — это, попросту говоря, результат отклонения от принципа генетической стабильности Харди — Вейнберга. Эволюция связана с изменениями, происходящими в генофонде популяции в результате мутаций и отбора. Поэтому закон Харди — Вейнберга имеет первостепенное зна-

чение для понимания механизма эволюционных изменений.

Как мы уже говорили, генотипы в популяции распределяются в соответствии с разложением квадрата суммы частот двух аллелей. Если p — частота гена A и q — частота гена a в популяции в целом, то $p + q = 1$ (так как каждый ген должен быть либо A , либо a); зная одну из этих величин, мы можем определить другую, например $p = 1 - q$.

В популяции организмов, скрещивающихся между собой случайным образом, p яйцеклеток, содержащих ген A , и q яйцеклеток, содержащих ген a , оплодотворяются p сперматозоидами с геном A и q сперматозоидами с геном a : $(pA + qa) \times (pA + qa)$. Соотношение потомков разных типов, возникающих в результате всех этих скрещиваний, дается разложением этого произведения: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$. Если p — частота гена A — равна 0,5, то q — частота гена a — равна $1 - p$, т. е. $1 - 0,5 = 0,5$. По формуле частота генотипа AA , т. е. p^2 , равна $0,5^2 = 0,25$, а частота генотипа Aa , т. е. $2pq$, равна $2 \times 0,5 \times 0,5 = 0,5$; частота генотипа aa , т. е. q^2 , равна $0,5^2$, или 0,25.

Любая популяция, в которой распределение аллелей A и a соответствует формуле $p^2AA + 2pqAa + q^2aa$, находится в *генетическом равновесии*. Это означает, что относительные частоты обоих аллелей в последующих поколениях будут такими же (если не изменятся в результате мутаций или отбора). Это представление о математической основе генетического равновесия в популяциях и об изменениях его под влиянием мутаций и отбора служит фундаментом современных концепций о действии естественного отбора в процессе эволюции.

105. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЧАСТОТЫ НОСИТЕЛЕЙ ГЕНА

Величины p и q , представляющие собой частоты *генов*, нельзя определить непосредственно. Однако мы можем распознать рецессивный фенотип, и это позволяет определить q^2 — частоту генотипа aa , а отсюда можно вычислить и частоты генов q (корень квадратный из q^2) и p ($= 1 - q$), а также частоты двух других генотипов, p^2AA и $2pqAa$. Для того чтобы определить, какую долю всей популяции составят скрытые носители гена, обуславливающего рецессивный признак (т. е. гетерозиготы Aa), нужно только знать, что он действительно зависит от одной пары аллелей, и установить частоту появления особей, гомозиготных по рецессивному аллелю.

106. АЛЬБИНИЗМ

Альбиносами называют людей, у которых кожа и волосы лишены пигмента. *Альбинизм* — наследственный признак, обусловленный отсутствием специфического фермента *тирозины*; этот фермент катализирует одну из реакций, в результате которых образуется темный пигмент *меланин*. Наследование альбинизма связано с одним рецессивным геном; альбиносы — индивидуумы, гомозиготные по этому гену, — появляются с частотой около 1 на 20 000 рождений, т. е. частота индивидуумов aa (q^2) равна $1/20\,000$. Отсюда частота гена a равна корню квадратному из $1/20\,000$, или около $1/141$. Поскольку $p + q = 1$, $p = 1 - q$, или $1 - 1/141$, или $140/141$. Теперь, зная величины p и q , мы можем вычислить $2pq$, т. е. частоту, с какой встречаются индивидуумы Aa , гетерозиготные по гену альбинизма. Эта частота равна $2 \times 140/141 \times 1/141 = 1/70$, т. е. примерно один человек из каждых 70 является *носителем* гена альбинизма. Столь высокая частота носителей при такой редкости гомозиготных рецессивов на первый взгляд может показаться удивительной; однако легко понять, что так оно и должно быть: если величина q мала (например, составляет $1/141$), то q^2 будет очень мала, а $2pq$ будет значительно больше.

107. ВКУСОВЫЕ ОЩУЩЕНИЯ

Рассмотрим еще один пример использования методов популяционной генетики при изучении наследственности у человека. Люди различаются по своей способности ощущать вкус *фенилтиомочевины* и родственных ей соединений, содержащих тиокарбамидную группу (— NCS): одни находят, что это вещество имеет горький вкус, другие же считают его совсем безвкусным. В результате исследования распределения «ощущающих» и «неощущающих» индивидуумов в разных семьях был сделан вывод, что этот признак, вероятно, определяется одной парой генов и что способность ощущать вкус (T) доминирует над неспособностью (t). Обследование показало, что 70,2% белого населения США ощущает вкус фенилтиомочевины, а 29,8% не ощущает его. Исходя из этих данных было вычислено (табл. 12), что в браках «ощущающих» с «ощущающими» 12,4% детей должны быть «неощущающими», а среди детей от браков «ощущающих» с «неощущающими» 35,4% должны быть «неощущающими». Фактические цифры для браков этих двух типов составляли 12,3 и 33,6%, т. е. были очень близки к предсказанным на основании закона

ТАБЛИЦА 12

Наследование способности ощущать вкус фенилтиомочевины

Браки	Число семей	Потомки		Доля «неощущающих»	
		«ощущающие»	«неощущающие»	наблюдаемая	рассчитанная ¹⁾
«Ощущающий» × «ощущающий»	425	929	130	0,123	0,124
«Ощущающий» × «неощущающий»	289	483	278	0,336	0,354
«Неощущающий» × «неощущающий»	86	5	218	0,979	1,0

¹⁾Из закона Харди—Вейнберга следует, что среди потомков от браков людей, «ощущающих» вкус фенилтиомочевины, с людьми, «не ощущающими» его, число людей с рецессивным признаком равно $\frac{q}{1+q}$. Среди детей от браков «ощущающих» с «ощущающими» число людей с рецессивным признаком, т. е. «неощущающих», равно $\left(\frac{q}{1+q}\right)^2$. Поскольку частота в популяции «ощущающих» индивидуумов составляет 29,8%, $q^2 = 0,298$, $q = 0,545$, $\frac{q}{1+q} = 0,354$ и $\left(\frac{q}{1+q}\right)^2 = 0,124$.

Харди — Вейнберга. Это подтвердило правильность первоначального предположения, что способность или неспособность ощущать вкус фенилтиомочевины контролируется одной парой аллелей. Хотя среди белого населения «неощущающие» составляют около 30%, их очень мало среди негров, индейцев и эскимосов. Таким образом, генофонды $T-t$ в этих популяциях совершенно различны.

108. НАСЛЕДОВАНИЕ ГРУПП КРОВИ М-Н

Другим примером может служить распределение индивидуумов по группам крови системы М-Н. Эти группы независимы от групп системы АВО. Каждый из нас имеет группу крови А, В, АВ или О и в то же время — одну из групп системы М-Н, т. е. М, MN или N. В США 29,16% белого населения имеет группу крови М, 49,58% — группу MN и 21,26% — группу N. Попробуем проверить гипотезу о том, что эти группы определяются одной парой генов с неполным доминированием и гетерозиготные индивидуумы имеют фенотип MN. Для этого нужно выяснить, соответствует ли фактическое распределение фенотипов тому, которого следует ожидать, исходя из закона Харди — Вейнберга, т. е. $p^2MM + 2pqMN + q^2NN$.

Начнем с той части популяции, которая имеет фенотип N, и предположим, что $q^2 = 0,2126$. В этом случае $q = \sqrt{0,2126} = 0,46$. Частота p гена M равна $1 - 0,46 = 0,54$. Квадрат этой величины составляет 0,29, что хорошо согласуется с наблюдаемой частотой группы крови М (29,16%). Далее, $2pq = 2 \times 0,54 \times 0,46 = 0,49$, что очень близко к 49,58% — наблюдаемой частоте группы MN. Превосходное сов-

падение фактических величин с теоретическими говорит в пользу того, что наследование групп крови М и N действительно определяется одной парой генов, ни один из которых не доминирует над другим. Такие гены можно назвать *кодоминантными*. Кровь гетерозигот содержит оба антигена, М и N, т. е. получается фенотип MN. Эту гипотезу можно проверить и несколькими иным способом, начав с $p^2 = 0,2916$ и вычислив отсюда p , затем $q = 1 - p$ и т. д.

Известно, что многие наследственные заболевания человека определяются рецессивными генами. Нежелательный признак — патологическое состояние — проявляется у гомозигот по рецессивному аллелю. Когда мужчина и женщина консультируются у генетика о том, следует ли им иметь детей, генетик должен, помимо всего прочего, попытаться выяснить, не гетерозиготны ли они оба по одному и тому же рецессивному признаку. В случае такой гетерозиготности для каждого их потомка существует один шанс из четырех, что у него проявится наследственное заболевание.

109. ФЕНИЛКЕТОНУРИЯ

Фенилкетонурия — наследственное заболевание, связанное с недостаточностью фермента, который в норме превращает фенилаланин в тирозин. В крови больного накапливаются фенилаланин и фенилпировиноградная кислота, которые затем выделяются с мочой. Накопление фенилаланина в тканях нервной системы нарушает их функцию; поэтому болезнь сопровождается умственным недоразвитием. У населения США частота (q) гена фенилкетонурии составляет около 0,005, а частота (p) нормального аллеля — около 0,995. Примерно каждый сотый

индивидуум гетерозиготен по этим генам ($2pq = 2 \times 0,995 \times 0,005 = 0,01$). У гетерозигот способность к обмену фенилаланина несколько снижена; однако результаты пробы на обмен фенилаланина у гомозиготных здоровых людей и у гетерозиготных носителей частично совпадают, так что при помощи этой пробы их нельзя достаточно надежно отличать друг от друга. Если пробы на обмен фенилаланина и семейный анализ свидетельствуют о большой вероятности того, что и муж и жена являются гетерозиготными носителями фенилкетонурии (или любого другого рецессивного признака), это дает возможность предсказать вероятность появления данной аномалии у ребенка (один шанс из четырех). Можно также определить вероятность появления у этих родителей одного, двух или трех нормальных детей. Для этого нужно лишь разложить соответствующий бином и взять соответствующий член в этом разложении.

Какова, например, вероятность того, что муж и жена — оба гетерозиготные носители фенилкетонурии — будут иметь трех нормальных детей подряд? Чтобы определить эту вероятность, нужно перемножить три бинома $p + q$, т. е. получить разложение для $(p + q)^3$, где p — вероятность появления здорового ребенка ($3/4$), а q — вероятность рождения ребенка, страдающего фенилкетонурией ($1/4$), при скрещивании двух гетерозигот. Так как нас интересует вероятность рождения *трех* нормальных детей подряд, мы брали бином $p + q$ в *третьей* степени, разложение которого имеет вид $p^3 + 3p^2q + 3pq^2 + q^3$. Вероятность появления трех нормальных детей представлена здесь первым членом p^3 (второй член, $3p^2q$, соответствует вероятности рождения двух здоровых детей из трех); так как $p = 3/4$, то $p^3 = (3/4)^3 = 27/64$, т. е. имеется 27 шансов из 64, что у гетерозиготных супругов будет трое нормальных детей. Аналогичным образом найдем, что $q^3 = (1/4)^3 = 1/64$, т. е. существует лишь 1 шанс из 64, что все трое детей будут страдать фенилкетонурией.

110. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ В ПОПУЛЯЦИИ

Как мы уже знаем, сущность закона Харди — Вейнберга состоит в том, что при определенных условиях частоты различных аллелей одного гена остаются из поколения в поколение неизменными. Для поддержания генетического равновесия прежде всего необходимо, чтобы либо мутаций не происходило вовсе, либо частоты прямых и обратных мутаций были одинаковы. Иными словами, либо ген A никогда не должен

превращаться в ген a , либо частота мутационного изменения $A \rightarrow a$ (прямая мутация) должна быть равна частоте изменения $a \rightarrow A$ (обратная мутация). Гены непрерывно мутируют; более того, нет никакой возможности подавить возникновение мутаций. При этом частота прямых и обратных мутаций очень редко бывает одинаковой и, следовательно, частота одного из аллелей обычно имеет тенденцию возрастать, а частота другого — уменьшаться. Это называется *мутационным давлением*. Такого рода мутационному давлению может противостоять какой-нибудь другой фактор, например отбор. Хотя мутации возникают постоянно, они носят случайный, ненаправленный характер; поэтому они редко оказывают существенное влияние на изменение частоты различных генов в популяции. Мутации увеличивают наследственную изменчивость, и именно они поставляют «сырье» для эволюции, однако они вряд ли способны определять характер или направление эволюционных изменений.

111. ДРЕЙФ ГЕНОВ

Генетическое равновесие может поддерживаться только в достаточно большой популяции, в которой случайное изменение частоты генов маловероятно. Закон Харди — Вейнберга имеет статистическую основу и действует лишь в тех случаях, когда благодаря большой численности популяции возможность случайных отклонений сводится к минимуму. В небольших (менее 100 особей) изолированных размножающихся популяциях того или иного вида относительно велика вероятность случайного исчезновения одного из аллелей, даже если он обуславливает какой-то признак, имеющий приспособительное значение. В такого рода малых популяциях наблюдается сильная тенденция к полной гомозиготности по тому или другому аллелю. Напротив, большие скрещивающиеся популяции обычно сохраняют большую изменчивость и в них остается много гетерозиготных особей. Возникновение случайных эволюционных изменений в небольших размножающихся популяциях называют *дрейфом генов*. Дрейф генов приводит к изменениям в генофонде популяции, а тем самым и к эволюционному сдвигу; однако такие эволюционные изменения бесцельны, случайны и неадаптивны. Возможно, что именно дрейфом генов обусловлены те любопытные и иногда даже странные различия, по-видимому не имеющие никакого приспособительного значения, которые часто можно наблюдать между близкими видами, обитающими в разных областях земного шара.

Для поддержания генетического равновесия необходимо также, чтобы генофонд популяции не терял генов в результате *миграции* части особей в другие места; не должно быть и притока новых генов, приносимых иммигрантами из других популяций. В природных условиях популяции некоторых видов практически изолированы и не подвержены влиянию миграции генов. В других случаях происходит некоторое скрещивание с соседними популяциями, что может приводить к значительному обмену генами; в популяцию проникают новые гены, генетическая изменчивость ее возрастает, и это может играть известную роль в эволюции данного вида или отдельной популяции.

112. ФАКТОРЫ, ИЗМЕНЯЮЩИЕ ЧАСТОТУ ГЕНОВ; ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

Для того чтобы сохранялось генетическое равновесие, члены популяции должны скрещиваться совершенно случайным образом. Например, самцы не должны выбирать фенотипически сходных с ними самок. Но дело не только в выборе партнеров: *случайное воспроизведение* означает, что все многочисленные факторы, способствующие успешному размножению, действуют случайным образом и не зависят от генотипа соответствующих особей. Выбор самца или самки, плодовитость той или иной пары, доля зигот, нормально заканчивающих внутриутробное развитие, выживание потомков и достижение ими половой зрелости — все эти факторы оказывают влияние на способность тех или иных форм продолжать свой род. Если особи с определенными генотипами имеют шансы оставить большее число потомков, которые достигнут половой зрелости и в свою очередь примут участие в размножении, то генетическое равновесие нарушится; такого рода *дифференциальное воспроизведение* приводит к увеличению частот определенных генов в популяции. Концепция изменения частот генов в генофонде популяции в результате дифференциального воспроизведения представляет собой по существу современную трактовку дарвиновской идеи естественного отбора как основы эволюции. Если нет дифференциального воспроизведения, генофонд остается неизменным: в этом случае

действует закон генетического равновесия Харди — Вейнберга; если же оно имеет место (что бывает почти всегда), генофонд изменяется. Эволюционные изменения, связанные с дифференциальным воспроизведением, характерны почти для всех популяций живых организмов, в том числе и для популяций человека.

113. ЭВОЛЮЦИЯ КАК РЕЗУЛЬТАТ НАРУШЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАВНОВЕСИЯ

Эволюция, обусловленная естественным отбором, состоит по существу в том, что особи с определенными генотипами и фенотипами оставляют больше потомков, чем особи иных типов, и таким образом вносят относительно большую долю генов в генофонд следующего поколения. Эволюционные изменения, происходящие в результате дифференциального воспроизведения, увеличивают среднюю способность членов данной популяции участвовать в создании следующих поколений, т. е. производить особей, генотипически сходных с родительскими формами. Как мы увидим, естественный отбор действует не на фенотипические проявления отдельных генов, а на фенотипический эффект генетической системы в целом. Одна группа организмов может выжить, несмотря на наличие у нее невыгодного признака, тогда как другая может быть элиминирована, хотя она и обладает рядом признаков, чрезвычайно благоприятных для выживания. В эволюции один-единственный дефект совсем не обязательно ведет к проигрышу, а одна хорошая адаптивная особенность — к выигрышу. В конечном итоге сохраняются и производят следующее поколение те организмы, все свойства которых, взятые в совокупности, делают их несколько более приспособленными для выживания и продолжения рода.

Таким образом, мутации служат источником «сырья» для эволюционного процесса; миграция генов и дрейф генов обычно играют в эволюции второстепенную роль, главным же фактором является дифференциальное воспроизведение. При отсутствии мутаций и отбора частоты генов в популяции имеют тенденцию оставаться неизменными из поколения в поколение согласно закону генетического равновесия Харди — Вейнберга.

ГЛАВА X

ЭВОЛЮЦИЯ

Понятие *эволюция* означает постепенный, закономерный переход из одного состояния в другое. Под *биологической эволюцией* понимают изменение популяций растений и животных в ряду поколений, направляемое естественным отбором. Существующие ныне разнообразные живые организмы произошли от других, чаще всего более простых, организмов путем постепенных изменений, накапливавшихся в последовательных поколениях.

Никакая другая теория не может объяснить, как возникло существующее ныне многообразие форм жизни. У нас с вами представление об эволюции могло бы логично и естественно вытекать из нашего понимания основ генетики; однако в истории науки оно складывалось иначе: к концепции эволюции привели многочисленные наблюдения, касавшиеся сходств и различий (как морфологических, так и функциональных) между разнообразными видами животных и растений, встречающимися в разных частях света. Как могли возникнуть эти сходства и различия? Ответ на этот вопрос был получен благодаря глубокой проницательности, которую обнаружил Чарлз Дарвин при сопоставлении разнообразных фактических данных. Дарвин собирал эти данные, путешествуя в качестве натуралиста на небольшом корабле «Бигль», который отправился в пятилетнее плавание вокруг света с целью составить гидрографические карты для Британского флота. Интересно, что Дарвин попал на этот корабль почти случайно. В свое время он начинал заниматься медициной, но бросил ее и стал изучать теологию, которой также не особенно интересовался. Зато он увлекся естественными науками и собирал коллекции жуков, моллюсков и ракушек. В Кембридже Дарвин некоторое время изучал биологию и геологию. Здесь он познакомился с натуралистом профессором Генсло; благодаря содействию Генсло Дарвин вскоре после окончания курса в Кембридже получил место натуралиста на «Бигле»; в то время ему было всего 22 года. Судно медленно плыло вдоль восточного, а затем западного побережья Южной Америки; Дарвин часто сходил на берег и совершал путешествия в глубь страны, где он

ловил рыбу, охотился и занимался сбором растений и животных, а также различных ископаемых остатков. В процессе своих тщательных наблюдений Дарвин обратил внимание на то, что, например, на восточном побережье Южной Америки встречаются совсем иные виды растений и животных (в частности, птиц), чем на западном. Затем «Бигль» направился к Галапагосским островам, лежащим к западу от Эквадора. Дарвина поразило разнообразие видов рыб и гигантских черепах, обитавших на отдельных островах. Именно эти наблюдения и заставили его в конце концов отвергнуть теорию божественного творения и искать собранным фактам иное объяснение.

Мысль о естественном отборе зародилась у Дарвина вскоре после возвращения в Англию, т. е. еще в 1836 году, однако он потратил около 20 лет на обобщение и осмысливание огромной массы фактических данных, в результате чего и возникло «Происхождение видов». В 1858 году Дарвин получил рукопись от Альфреда Рассела Уоллеса — молодого натуралиста, изучавшего распространение растений и животных на Больших Зондских островах и на Малайском полуострове. В этой работе Уоллес выдвигал идею естественного отбора, очень близкую к дарвиновской, к которой он пришел самостоятельно. Так же как и для Дарвина, одним из стимулов для него послужило чтение книги Мальтуса о росте народонаселения и борьбе за существование. По взаимному согласию Дарвин и Уоллес представили совместный доклад о своей теории на заседании Линнеевского общества в Лондоне в 1858 году, а фундаментальный труд Дарвина был опубликован в следующем году.

114. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ КОНЦЕПЦИЙ

Мысль о том, что современные организмы произошли от более простых, возникла задолго до того, как Дарвин опубликовал свою книгу «Происхождение видов путем естественного отбора». Зачатки теории эволюции органического мира можно найти в произведениях древнегре-

ческих философов, например у Фалеса, Анаксимандра, Эмпедокла и Эпикура. Аристотель, который был не только философом, но и великим естествоиспытателем, разработал подробную теорию постепенного развития живых форм, которое он называл «лестницей природы»; при этом он исходил из метафизической концепции о стремлении природы к изменению от простого и несовершенного к более сложному и совершенному. Древнеримский поэт Лукреций в своей поэме «О природе вещей» также дал эволюционное объяснение происхождению растений и животных. В эпоху Возрождения интерес к естественным наукам усилился, и начиная с XIV века число людей, принимавших теорию эволюции органического мира, все время возрастало. В «Происхождении видов» Дарвин перечислил около двух десятков мыслителей, серьезно рассматривавших теорию эволюции; к их числу относился его собственный дед, Эразм Дарвин, и французский ученый Ламарк.

Задолго до эпохи Возрождения люди находили в земле различные остатки, напоминающие кости, зубы и раковины современных животных, причем некоторые из этих остатков резко отличались от всех известных форм. Многие остатки, найденные высоко в горах, походили на части тела современных морских животных. Леонардо да Винчи, подлинно универсальный гений, еще в XV веке правильно объяснил происхождение этих любопытных находок; он считал, что это остатки существовавших когда-то, но вымерших животных, и постепенно все согласились с его объяснением. Подобные данные о прошлой жизни послужили основой *теории катастроф*, согласно которой все живое на земле уничтожалось происходившими время от времени пожарами или потопами, после чего земной шар вновь заселялся живыми существами, возникавшими в результате актов божественного творения.

В XVIII—XIX веках трое английских ученых заложили основы современной геологии. Первый из них — Джеймс Хэттон — в 1785 году выдвинул концепцию актуализма, согласно которой геологические процессы, действующие сейчас, ничем не отличаются от процессов, действовавших в прошлом. Он пришел к этому заключению после тщательного изучения эрозии речных долин и образования осадочных отложений в устьях рек. Он показал, что процессы эрозии, осадкообразования и нарушения земной коры (сбросы, надвиги, поднятия, опускания и др.), происходившие в течение длительных периодов времени, могут быть причиной образования отложений, содержащих ископаемые организмы. Чарлз Лайель своими «Осно-

вами геологии» (1832) много способствовал установлению принципа актуализма. Подтвердив существование геологической эволюции, он неоспоримо доказал, что Земля возникла значительно раньше, чем несколько тысяч лет назад, и что она существует достаточно давно, чтобы могла произойти эволюция органического мира. Лайель был близким другом Дарвина и оказал сильное влияние на направление его мыслей.

За 50 лет до «Происхождения видов» французский зоолог Жан Батист Ламарк опубликовал свою «Философию зоологии», в которой развил одну из первых достаточно последовательных теорий эволюции. Ламарк, подобно большинству биологов своего времени, был виталистом; он верил, что живыми организмами на протяжении всей их жизни управляет внутренне присущее им таинственное стремление к совершенствованию, позволяющее им преодолевать трудности, с которыми им приходится сталкиваться. Он полагал также, что, однажды возникнув, такие адаптации передаются из поколения в поколение; иными словами, он считал, что приобретенные признаки могут наследоваться. Развивая эту идею, он пришел к утверждению о том, что величина того или иного органа пропорциональна его «упражнению или неупражнению» и что такие изменения величины также передаются последующим поколениям. Теория Ламарка о наследовании приобретенных признаков казалась весьма привлекательной, и она была использована Дарвином для объяснения некоторых сторон эволюции. Эта теория хорошо объясняет полную приспособленность многих растений и животных к внешней среде; однако с развитием генетических знаний теория Ламарка оказалась неприемлемой, так как стало ясно, что *приобретенные признаки не могут передаваться по наследству*. Такие признаки присущи только *соматическим клеткам*, тогда как наследуемые признаки передаются через *гаметы* — яйцеклетки и сперматозоиды.

115. ТЕОРИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ДАРВИНА — УОЛЛЕСА

Объяснение основного механизма эволюции, предложенное Дарвином и Уоллесом, сводится к следующим положениям:

1. Любой группе животных и растений свойственна *изменчивость*. Дарвин и Уоллес считали изменчивость одним из свойств, внутренне присущих живым организмам. Теперь мы различаем наследственные и ненаследственные изменения. Для эволюции важны только наследуемые изменения, возникающие в результате

мутаций. Только естественный отбор изменений, основанных на генетических различиях, может повлиять на характер последовательных поколений данной популяции.

2. Число организмов каждого вида, рождающихся на свет, больше того их числа, которое может найти себе пропитание, выжить и оставить потомство; тем не менее численность каждого вида в естественных условиях довольно постоянна. Поэтому следует предполагать, что большая часть потомства в каждом поколении гибнет. Если бы все потомки какого-либо вида выживали и размножались, то весьма скоро они вытеснили бы все другие виды на земном шаре.

3. Поскольку рождается больше особей, чем может выжить, существует *конкуренция* за пищу и местообитания. Это может быть активная борьба на жизнь или на смерть или же менее явная, но столь же действенная конкуренция, как, например, при переживании растениями и животными засухи, холода или иных неблагоприятных условий.

4. Наследственные изменения, облегчающие организму выживание в определенной среде, дают своим обладателям преимущество перед другими, менее приспособленными организмами. Концепция *выживания наиболее приспособленных* представляет собой ядро теории естественного отбора Дарвина и Уоллеса.

5. Выживающие особи дают начало следующему поколению, и таким образом «удачные» изменения передаются потомству.

Все это ведет к тому, что каждое новое поколение оказывается все более приспособленным к своей среде, а по мере изменения среды возникают дальнейшие приспособления. В результате многолетнего воздействия естественного отбора отдаленные потомки могут оказаться настолько несхожими со своими предками, что их можно будет выделить в самостоятельный вид. Может также случиться, что некоторые члены данной популяции приобретут одни изменения и приспособятся к изменениям среды одним способом, тогда как другие ее члены, обладающие другим комплексом изменений, окажутся приспособленными иначе; таким путем от одного предкового вида могут возникнуть два и более видов. Дарвин и Уоллес допускали также, что у животных и растений могут быть такие изменения, которые в данных условиях среды не приносят организму ни пользы, ни вреда; эти изменения не подвержены прямому влиянию естественного отбора, и передача их последующим поколениям определяется случайным образом.

Теория естественного отбора, выдвинутая Дарвином, была настолько разумна и так хо-

рошо обоснована, что большинство биологов очень скоро признали ее. Одно из возражений, выдвигавшихся вначале против этой теории, состояло в том, что она не может объяснить причин появления у организма многих структур, кажущихся бесполезными. Однако многие морфологические различия между видами, не имеющие значения для выживания, представляют собой просто побочные эффекты генов, обуславливающих внешне незаметные, но очень важные для выживания физиологические признаки. Другие «бесполезные», неприспособительные различия могут быть обусловлены генами, лежащими в той же хромосоме, что и другие гены (причем очень близко от них), обуславливающие признаки, имеющие важное значение для выживания. Наконец, некоторые неадаптивные признаки могут закрепиться в популяции случайно, в результате «дрейфа генов».

Еще одно возражение заключалось в том, что новые изменения должны утрачиваться в результате «растворения» при скрещивании обладающих ими особей с другими особями, не имеющими этих изменений. Теперь мы знаем, что, хотя при сочетании с некоторыми другими генами фенотипическое выражение данного гена может измениться, сам этот ген не изменяется и действие его может вновь проявиться в последующих поколениях. Кроме того, биологи поняли, что реальная физическая борьба между животными или конкуренция за пространство, солнечный свет или воду между растениями имеют, вероятно, менее важное значение, чем это считал Дарвин.

116. ПОПУЛЯЦИИ И ГЕНОФОНДЫ

Эволюция каждой данной формы живых организмов происходит на протяжении многих поколений; за это время отдельные особи рождаются и умирают, но популяция сохраняет известную непрерывность. Таким образом, эволюционирующей единицей оказывается не особь, а *популяция*. Популяция сходных особей, живущих на ограниченной территории и скрещивающихся между собой, называется *демом* или *генетической популяцией*. Территориальные границы каждого данного дема могут быть расплывчатыми и трудноопределимыми, а число входящих в его состав особей может сильно колебаться во времени. Обычно дем в известной степени перекрывается с одним или несколькими соседними демами. Следующей, более крупной категорией служит *вид*, состоящий из ряда слабо разграниченных демов.

Относительные частоты генов в популяции остаются постоянными из поколения в поколе-

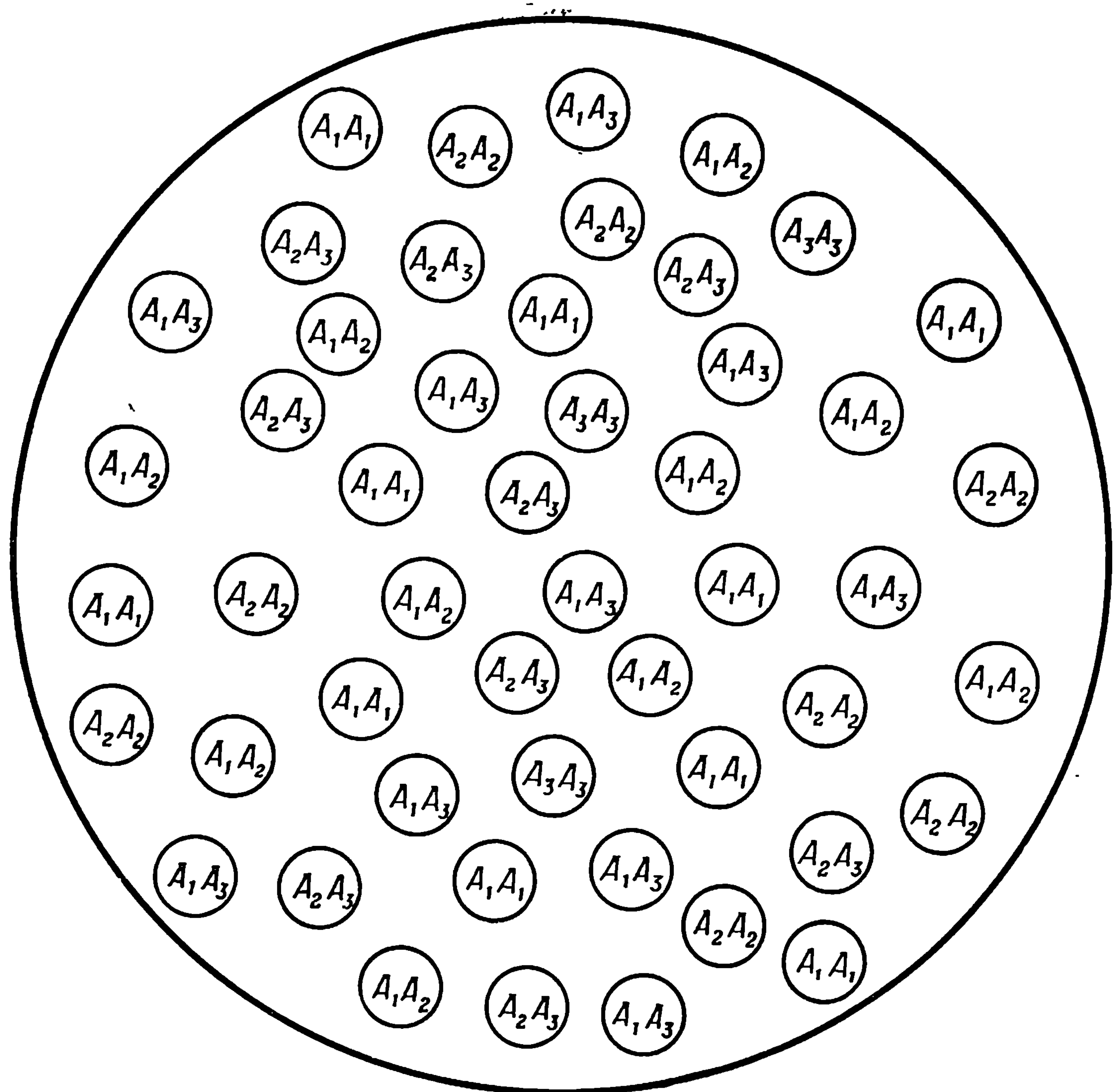


Рис. 145. Схема, иллюстрирующая представление о генофонде.

В данном генофонде частоты генов A_1 , A_2 и A_3 составляют 0,40; 0,35 и 0,25 соответственно.

ние, если 1) популяция достаточно велика; 2) отсутствует отбор, благоприятствующий определенным аллелям или направленный против них (т. е. скрещивания происходят случайным образом); 3) не возникает мутаций и 4) не происходит миграции или, наоборот, иммиграции особей. Эта стабильность частоты генов в популяции определяется законом Харди — Вейнберга. В эволюции же существенно именно то, что эта частота постепенно изменяется, когда равновесие Харди — Вейнберга нарушено либо мутационным процессом, либо случайным, избирательным воспроизведением особей, либо, наконец, случайными изменениями частоты генов, если популяция очень мала.

В природе деми и виды имеют тенденцию оставаться неизменными на протяжении многих поколений. Такая неизменность означает, что за это время не произошло никаких изменений ни в генетической конституции дема, ни в условиях окружающей среды, влияющих на выживание данных организмов. Если же в популяции возникли изменения, то это обычно бывает связано либо с изменением в генетических факторах, вызванным мутацией, либо с изменением в факторах среды, ведущим к избирательному выживанию особей того или иного типа.

Одно из основных положений популяционной генетики, очень важное для понимания эво-

люции, состоит в том, что каждая популяция характеризуется определенным генофондом. Каждая особь в популяции в генетическом отношении уникальна и обладает специфическим генотипом. Однако если мы подсчитаем все аллели данного гена (A_1 , A_2 , A_3 ...) во всей популяции (или в адекватной выборке из популяции), то мы сможем вычислить долю, или частоту, каждого из этих аллелей в общем генофонде (рис. 145). Если генофонд популяции остается из поколения в поколение неизменным, то говорят, что данная популяция находится в *генетическом равновесии*; в такой популяции частота каждого аллеля остается постоянной.

Напротив, в эволюционирующей популяции генофонд от поколения к поколению изменяется. Генофонд популяции может изменяться за счет: 1) мутаций; 2) гибридизации, т. е. притока генов из какой-то другой популяции; 3) естественного отбора. Рекомбинация, обусловленная кроссинговером или перераспределением хромосом в мейозе, также может приводить к новым сочетаниям генов. Возникающие при этом новые фенотипы могут оказаться в каком-то отношении благоприятными или неблагоприятными для выживания, и это в конце концов выразится в изменении генофонда.

Эволюция в результате естественного отбора означает, что особи с определенными призна-

ками оставляют больше выживающих потомков и вносят соответственно больший вклад в генофонд следующего поколения, чем особи, обладающие иными признаками. Новые наследственные изменения возникают главным образом в результате мутаций. Если организмы с новой мутацией выживают и оставляют в среднем больше выживающих потомков, чем организмы без этой мутации, то в последующих поколениях генофонд популяции будет постепенно изменяться — частота этих мутантных аллелей будет возрастать.

Этот процесс, называемый *неслучайным* или *дифференциальным воспроизведением*, означает, что условия равновесия Харди — Вейнберга в данной популяции не выполняются. Больше выживающих потомков оставляют обычно, хотя и не обязательно, те особи, которые лучше всего приспособлены к данным условиям среды. Хорошая приспособленность может выражаться в большей жизнеспособности, в более успешном добывании пищи или нахождении партнеров для спаривания, в лучшей заботе о потомстве, однако главное значение для эволюции имеет то, сколько потомков данной особи выживет и примет участие в дальнейшем размножении.

Исходным материалом для эволюции служат *мутации*, которые создают новый аллель в том или ином локусе и делают возможным появление нового фенотипа. Эволюционные изменения возможны лишь при наличии альтернативных фенотипов, которые могут выживать или гибнуть. Однако важно иметь в виду, что процессу естественного отбора, как правило, подвергаются не отдельные признаки, а особи в целом, и действие его зависит от фенотипического проявления всей генетической системы данной особи.

При первом появлении новой мутации носителями мутантного гена бывают лишь один или несколько членов популяции, а затем они скрещиваются с другими особями популяции, в которой возник мутант. Изменение генофонда, приводящее ко все большему увеличению частоты мутантного гена в популяции, — процесс постепенный, растянутый на много поколений. При эволюционных изменениях в относительно крупной популяции успешное распространение нового мутантного гена зависит главным образом от того, удастся ли его обладателям оставить большее число выживающих потомков в следующем поколении.

Большинство, а может быть и все гены вызывают много различных фенотипических эффектов (это называется *плейотропным* действием). При этом одни эффекты данного гена мо-

гут быть благоприятными для выживания (*положительное давление отбора*), а другие — неблагоприятными (*отрицательное давление отбора*). Частота гена увеличивается или уменьшается в зависимости от того, каким окажется суммарное давление отбора — положительным или отрицательным (т. е. в зависимости от общего баланса полезных и вредных эффектов данного гена).

При воспроизведении небольших популяций значительную роль в определении состава последующих поколений может играть чистая случайность. Равновесие генофонда популяции может смещаться без участия отбора, в результате случайных процессов, которые были описаны С. Райтом как *дрейф генов*. В малых скрещивающихся популяциях гетерозиготные локусы имеют тенденцию становиться гомозиготными по тому или другому аллелю, а по какому именно — определяется не отбором, а случаем. Это может вести к накоплению некоторых неблагоприятных признаков и к последующему вымиранию всей обладающей этими признаками группы.

Разные биологи придерживаются различного мнения о том, какова действительная роль дрейфа генов в эволюции организмов в природных условиях, однако вряд ли можно сомневаться, что он играет в ней если и не главную, то, во всяком случае, какую-то второстепенную роль. Несомненно, многие естественные популяции животных и растений разделены на подгруппы, которые достаточно малы для того, чтобы на них могли сказываться случайные события, лежащие в основе дрейфа генов. Дрейф генов составляет исключение из закона Харди — Вейнберга, согласно которому доля гомозиготных и гетерозиготных особей в популяции остается неизменной. Этот закон основан на статистических событиях и, подобно всякому статистическому закону, действителен только при достаточно большом числе особей в популяции. Вероятно, именно дрейф генов может объяснить хорошо известный факт, что близкие виды, обитающие в разных частях земного шара, часто различаются по довольно любопытным и даже причудливым признакам, не имеющим явного приспособительного значения.

Роль случайности в эволюции выступает особенно отчетливо, когда какой-нибудь вид проникает в новую область, так как число переселяющихся особей обычно бывает невелико. Генотипы этих первых переселенцев, от которых ведет свое начало вся новая популяция, лишь в редких случаях представляют собой адекватную выборку из генофонда исходной популяции; обычно они отличаются от нее по частоте

тех или иных генов, однако эти различия носят не селективный, а случайный характер.

Это явление особенно ясно выражено на островах и в других географически изолированных областях; оно помогает объяснить отличия островных популяций от родственных материковых форм. Когда вид непрерывно расширяет область своего распространения, его краевые популяции, проникающие в новые местности, часто бывают невелики и отличаются по своему генетическому составу от основной популяции. Во всех таких случаях, когда скрещивающиеся популяции невелики, направление эволюции данной группы определяется не столько отбором, сколько случайностью.

117. ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

Разнообразие живых организмов создается за счет таких факторов эволюции, как мутационный процесс, дрейф генов и обмен генами между различными популяциями вследствие миграции особей и гибридизации. Хотя эти процессы носят в основном случайный характер, главная особенность эволюционного процесса состоит в стремлении организмов приспособляться к окружающей среде с тем, чтобы выжить и оставить потомство. Эволюционный процесс как таковой обладает определенной направленностью в смысле создания у эволюционирующих организмов приспособительных особенностей.

Процесс дифференциального воспроизведения может быть неслучайным в отношении следующих параметров: 1) соединение мужских и женских гамет; 2) образование жизнеспособных зигот; 3) развитие и выживание зигот вплоть до достижения взрослого состояния, в котором они сами способны производить потомство. Неслучайное воспроизведение обычно приводит к неслучайным, направленным изменениям в генофонде, ведущим в свою очередь к неслучайной, направленной эволюции. «Случайное скрещивание» в строгом смысле слова означает, что все самцы в популяции имеют равные шансы на спаривание с любой из самок или — в более общей форме — что гаметы любых двух особей разного пола имеют одинаковые шансы соединиться друг с другом. Однако в природе скрещивание редко бывает совершенно случайным.

У многих видов существуют вполне определенные, специфические формы брачного поведения и поведения при спаривании; будет ли данная особь принята или отвергнута партнером, зависит от индивидуальных особенностей этих форм поведения. Это один из факторов, обуславливающих дифференциальное воспроиз-

ведение на основе *неслучайного скрещивания*. У многих рыб и птиц яркая окраска некоторых частей тела самца (рис. 146) служит для самок стимулом, без которого не может начаться спаривание. Мутации, ведущие к появлению более крупных и более ярких пятен, могут создать мутантным особям определенное селективное преимущество. Напротив, мутации, обуславливающие более мелкие и менее яркие пятна, окажутся неблагоприятными. Дарвин обратил внимание на этот эволюционный фактор и назвал его *половым отбором*. Однако это лишь один из видов естественного отбора, один из факторов, которые могут приводить к дифференциальному воспроизведению.

Генотип может оказывать влияние как на общее число гамет, производимых особью, так и на относительную долю гамет, способных соединяться с другими гаметами и давать жизнеспособные зиготы. Оба эти фактора играют роль в дифференциальном воспроизведении, определяя различия в *плодовитости*, т. е. в числе жизнеспособных зигот, образующихся в результате спаривания. Организмы, у которых вероятность выживания отдельной особи невелика, отличаются обычно высокой плодовитостью, обеспечивающей сохранение вида; у них это оказывается эволюционным преимуществом. Напротив, если шансы на выживание велики, то очень большая плодовитость может фактически понизить вероятность выживания каждой данной особи, так как уменьшает долю приходящейся на нее заботы родителей и пищи.

После соединения двух гамет и образования жизнеспособной зиготы последняя должна пройти длинный путь развития и роста, прежде чем из нее разовьется половозрелый организм, который может участвовать в размножении. Этот аспект дифференциального воспроизведения играл наибольшую роль в определении хода эволюции; именно различия в способности членов популяции доживать до репродуктивного возраста и вносить свой вклад в генофонд следующего поколения обусловили наиболее очевидные проявления приспособленности организмов.

Любой организм, для того чтобы достигнуть половой зрелости и принять участие в размножении, должен быть способен противостоять действию разнообразных факторов физической среды — таких, как солнечные лучи, температура, сила тяжести и т. д. Кроме того, каждому организму приходится жить среди других организмов и вступать с ними в конкуренцию, чтобы добыть себе пищу и не быть съеденным самому. Растениям приходится конкурировать между собой за жизненное пространство, сол-

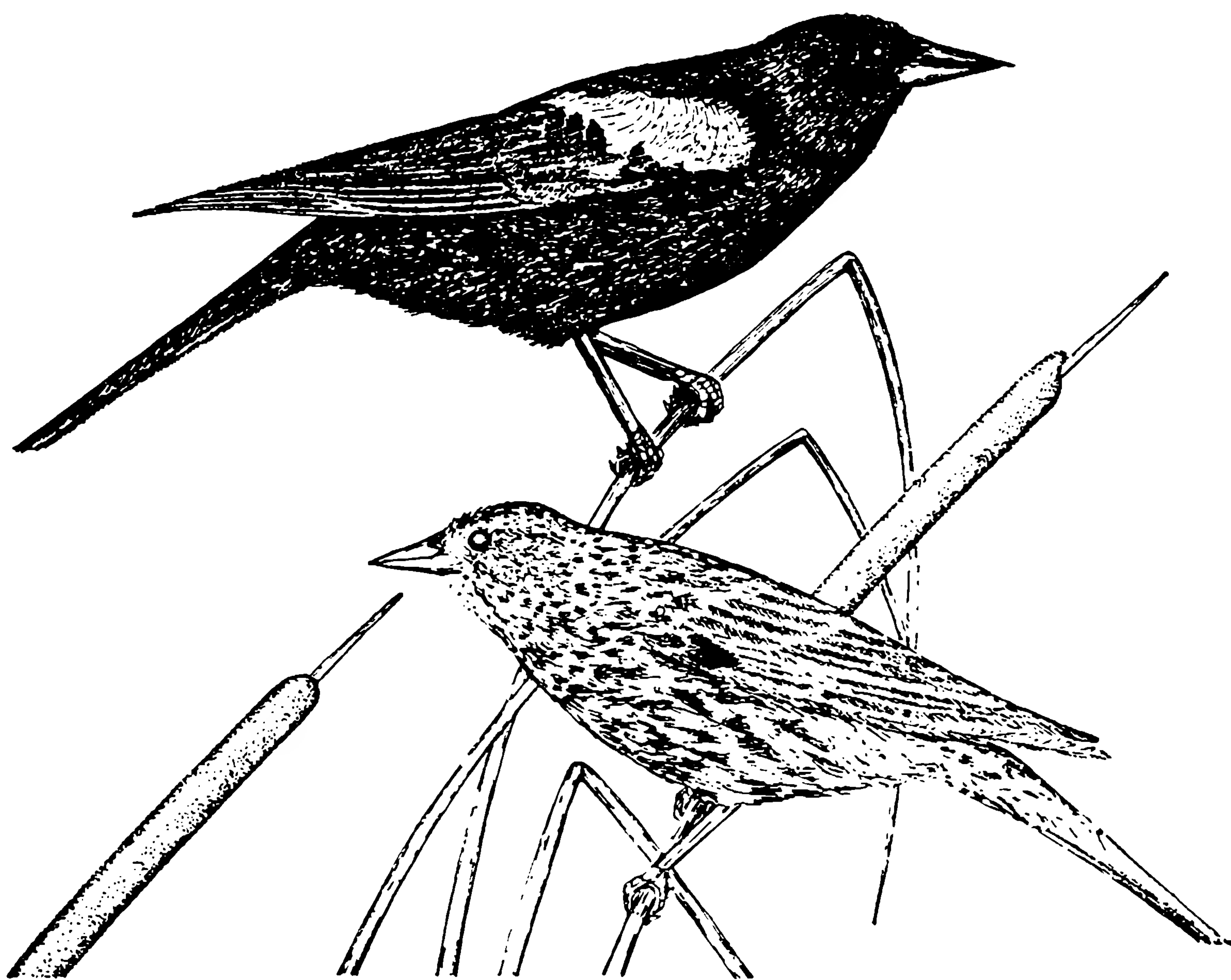


Рис. 146. Самец (вверху) и самка (внизу) краснокрылого болотного трупяла (*Agelaius phoeniceus*).

Видно яркое пятно на крыле у самца.

нечный свет, воду и неорганические соли. Каждому из них постоянно угрожают животные, которые могут съесть его, прежде чем оно успеет достигнуть зрелости и дать споры или семена для следующего поколения. Аналогичным образом на животных оказывает давление необходимость избежать врагов и добыть себе пищу. Любое приспособление, облегчающее организму добывание пищи и спасение от врагов, может играть важную роль в его дифференциальном воспроизведении. Существует множество различных способов, позволяющих облегчить процесс дифференциального воспроизведения; столь же многочисленными могут быть и способы действия естественного отбора.

Важно иметь в виду, что естественный отбор обычно действует не на фенотипические проявления отдельных генов, а на фенотипический эффект всего *генома*, т. е. генетической системы в целом. Одна группа организмов может выжить, даже если она обладает каким-то определенно невыгодным признаком, а другая может быть элиминирована, несмотря на ряд признаков, весьма благоприятных для выживания. В конце концов сохраняются и производят следующее поколение те растения и животные, все свойства которых, взятые в совокупности, делают их несколько более приспособленными по сравнению с их конкурентами. Поскольку сама среда может время от времени изменяться, признаки, в данное время выгодные для организма, в другое время могут оказаться бесполезными или даже вредными.

118. МУТАЦИИ — СЫРЬЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ

Термин «мутация» ввел голландский ботаник Гуго де Фриз — один из трех ученых, вторично открывших законы Менделя. Де Фриз производил опыты по скрещиванию различных форм ночной красавицы и других растений, встречающихся в Голландии в диком состоянии. Пересаживая эти растения в свой сад и скрещивая их друг с другом, он обнаружил, что при этом часто появляются необычные формы, резко отличающиеся от первоначального дикого типа. Эти новые формы сохраняли свои новые особенности и в последующих поколениях. Именно для таких внезапных изменений де Фриз придумал название *мутации*. О подобных отклонениях (которые прежде называли «спортами») упоминал еще Дарвин, но он полагал, что они возникают слишком редко и поэтому не могут иметь значения для эволюции.

Бесчисленные эксперименты по скрещиванию растений и животных, проведенные после 1900 года, показали, что подобные мутации происходят постоянно и что их фенотипические эффекты могут иметь приспособительное значение и способствовать выживанию. С развитием теории гена термин *мутация* стали использовать для обозначения внезапных, скачкообразных случайных изменений в генах (или хромосомах), хотя еще до сих пор его иногда применяют для обозначения новых типов растений и животных. У кукурузы и плодовой мушки, особенно широко используемых в генетических

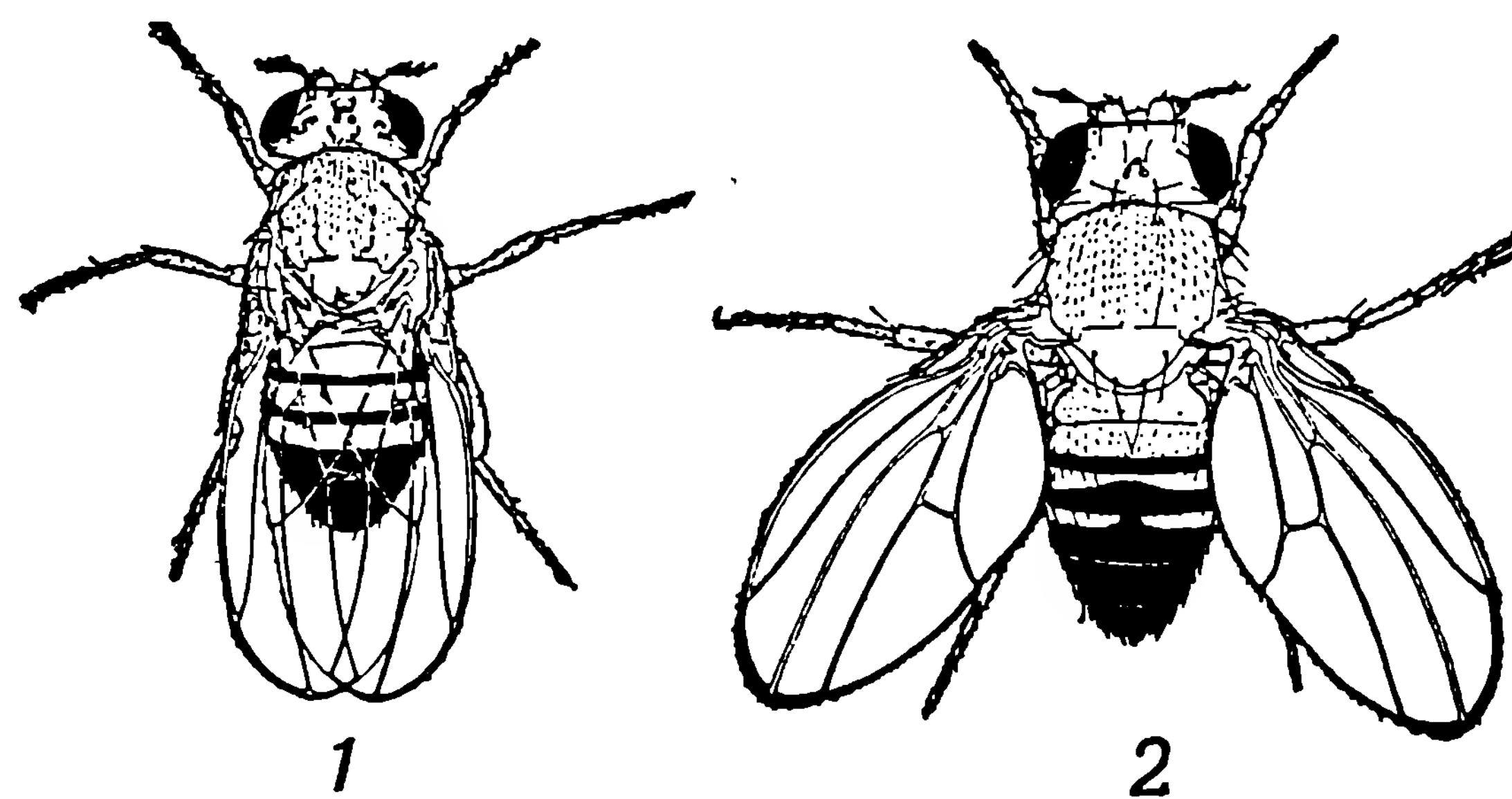
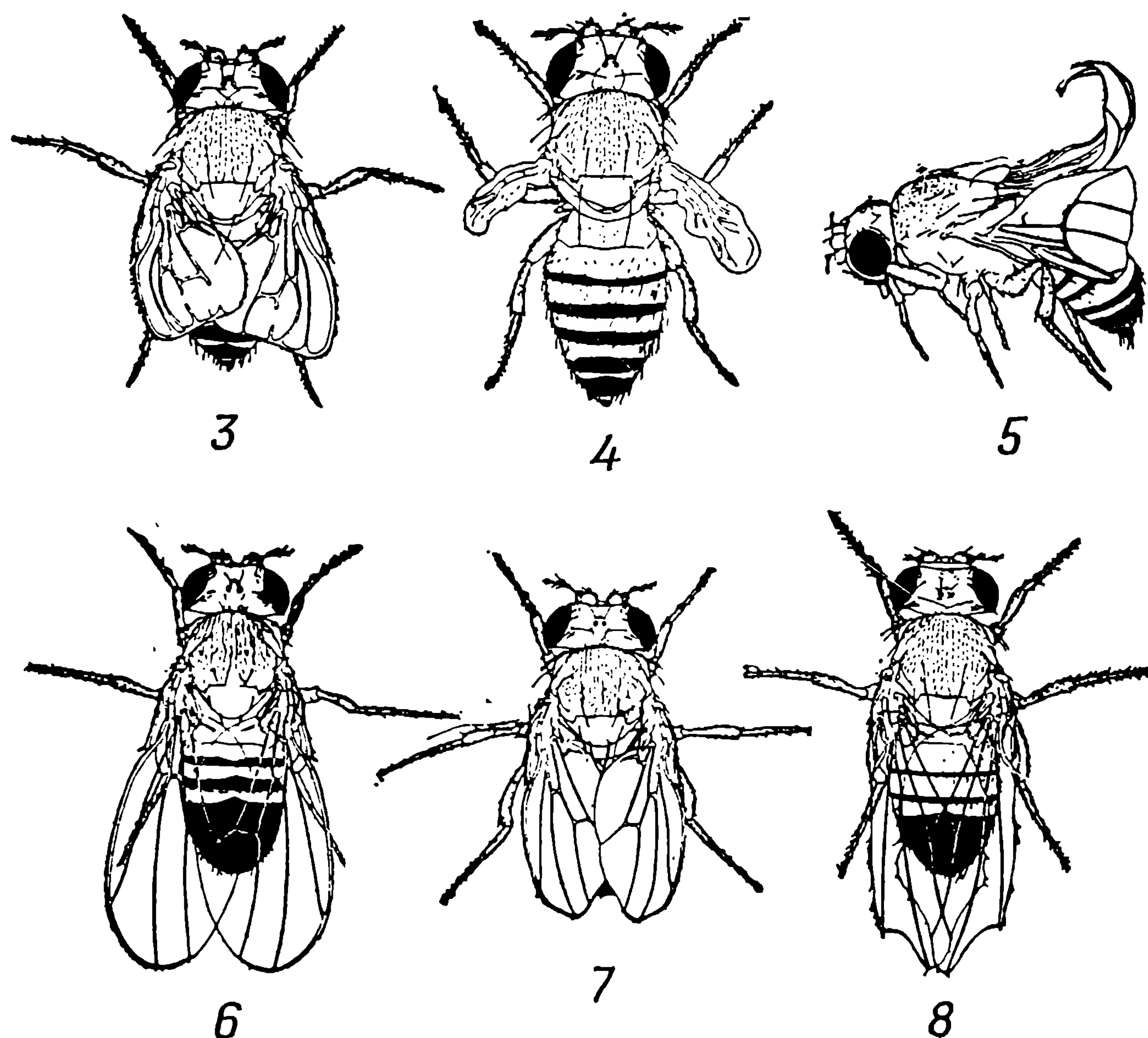


Рис. 147. Некоторые мутации плодовой мушки *Drosophila melanogaster*.

1 — *forked* (вилоччатые щетинки); 2 — *dichaete* (нехватка двух щетинок и растопыренные крылья); 3 — *rudimentary* (рудиментарные крылья); 4 — *vestigial* (зачаточные крылья); 5 — *curled* (закрученные крылья); 6 — *stubble* (укороченные и утолщенные щетинки); 7 — *miniature* (маленькие крылья); 8 — *scute crossveinless cut* (отсутствие щетинок на щитке и поперечных жилок на крыле и наличие вырезки на вершине крыла).



экспериментах, описаны сотни мутаций. Мутации плодовой мушки (рис. 147) чрезвычайно разнообразны; они затрагивают окраску тела, которая бывает всевозможных оттенков от желтой до коричневой и от серой до черной; окраску глаз, которые бывают красными, белыми, коричневыми или пурпурными; форму крыльев, которые могут быть смятыми, закругленными, укороченными или отсутствуют вовсе; иногда мутации выражаются в необычной форме ног или щетинок или в появлении такого своеобразного признака, как расположенная на голове взамен антенн пара ног. Из мутантных форм домашних животных можно упомянуть, например, шестипалых кошек с полуострова Кейп-Код и коротконогую породу анконских овец.

Когда-то среди биологов шли горячие споры по вопросу о том, является ли эволюция результатом естественного отбора или мутаций. Теперь стало ясно, что естественный отбор может действовать лишь в том случае, если в ре-

зультате мутаций возникла возможность приспособляться к среде различными путями. Таким образом, в возникновении новых видов растений и животных участвуют как мутационный процесс, так и естественный отбор в форме дифференциального размножения.

Некоторые мутации приводят к едва заметным изменениям в строении или функциях организма; другие вызывают какое-нибудь значительное изменение на одной из ранних стадий развития, в результате чего получается нежизнеспособный урод, который очень быстро погибает. Иногда, однако, крупное изменение может привести к возникновению формы, способной в результате этого изменения найти себе место в какой-либо новой среде. Р. Гольдшмидт называл такие формы «перспективными уродами»; он высказал предположение, что, например, эволюционный переход от археоптерикса к птицам современного типа мог совершиться в результате одной мутации, изменившей фор-

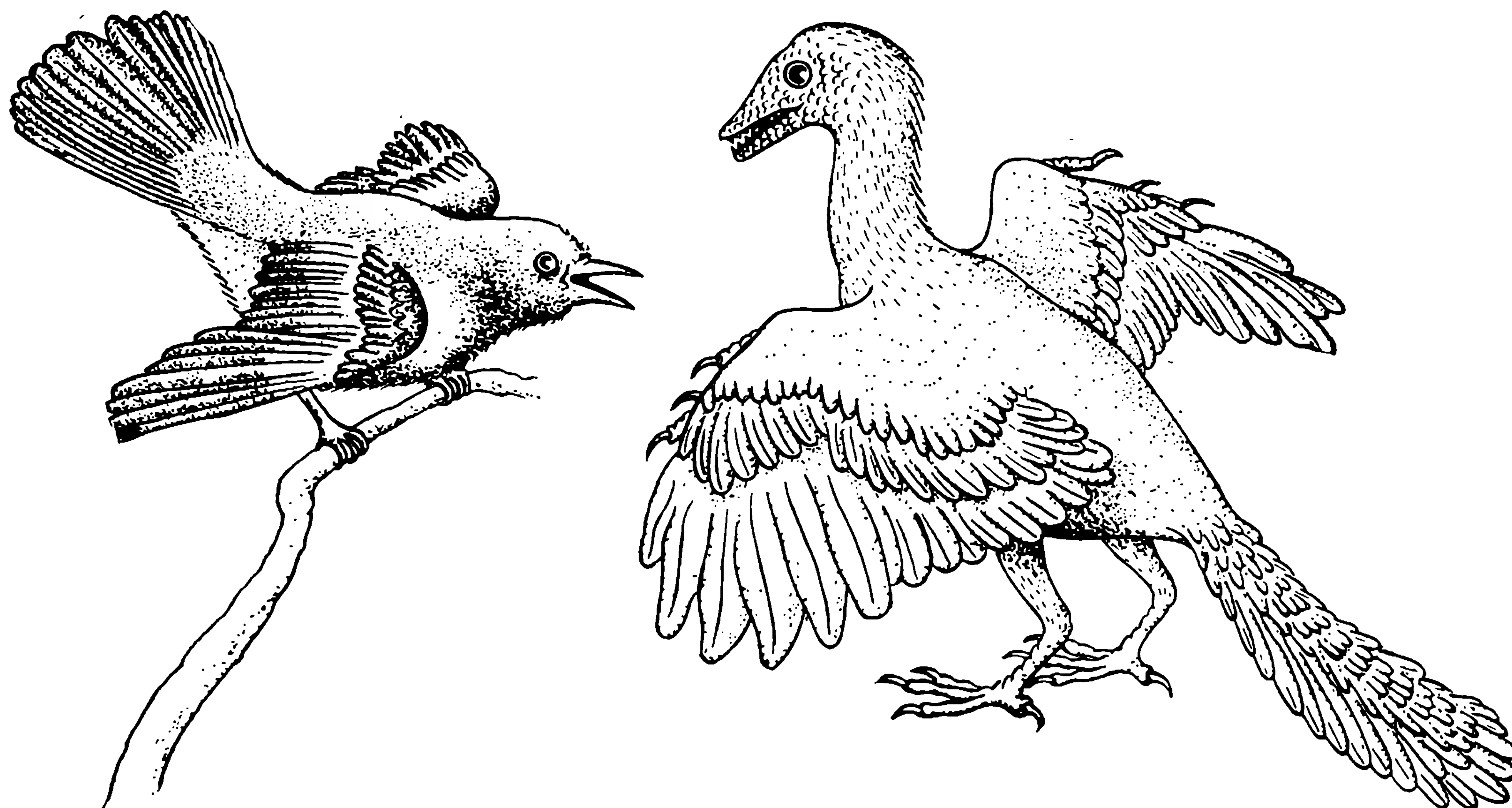


Рис. 148. Примитивная птица *Archaeopteryx* (справа) и современная птица (слева).

Обратите внимание на различие в строении хвоста.

му хвоста (рис. 148). У археоптерикса был длинный хвост, напоминающий хвост рептилий, но покрытый перьями. Если бы в результате единичной мутации этот хвост оказался сильно укороченным, то возник бы именно такой «перспективный урод» с веерообразным расположением хвостовых перьев, характерным для современных птиц. Веерообразный хвост, лучше приспособленный для полета, дал бы своему обладателю преимущество в процессе отбора. Известно, что подобного рода изменения в строении скелета действительно возникают иногда в результате единичных мутаций. Например, «обрубленный» хвост кошек с острова Мэн обусловлен мутацией, вызвавшей укорочение и слияние почти всех хвостовых позвонков. Возможно, что именно такого рода мутация, происшедшая у археоптерикса, привела к возникновению веерообразного хвоста у современных птиц.

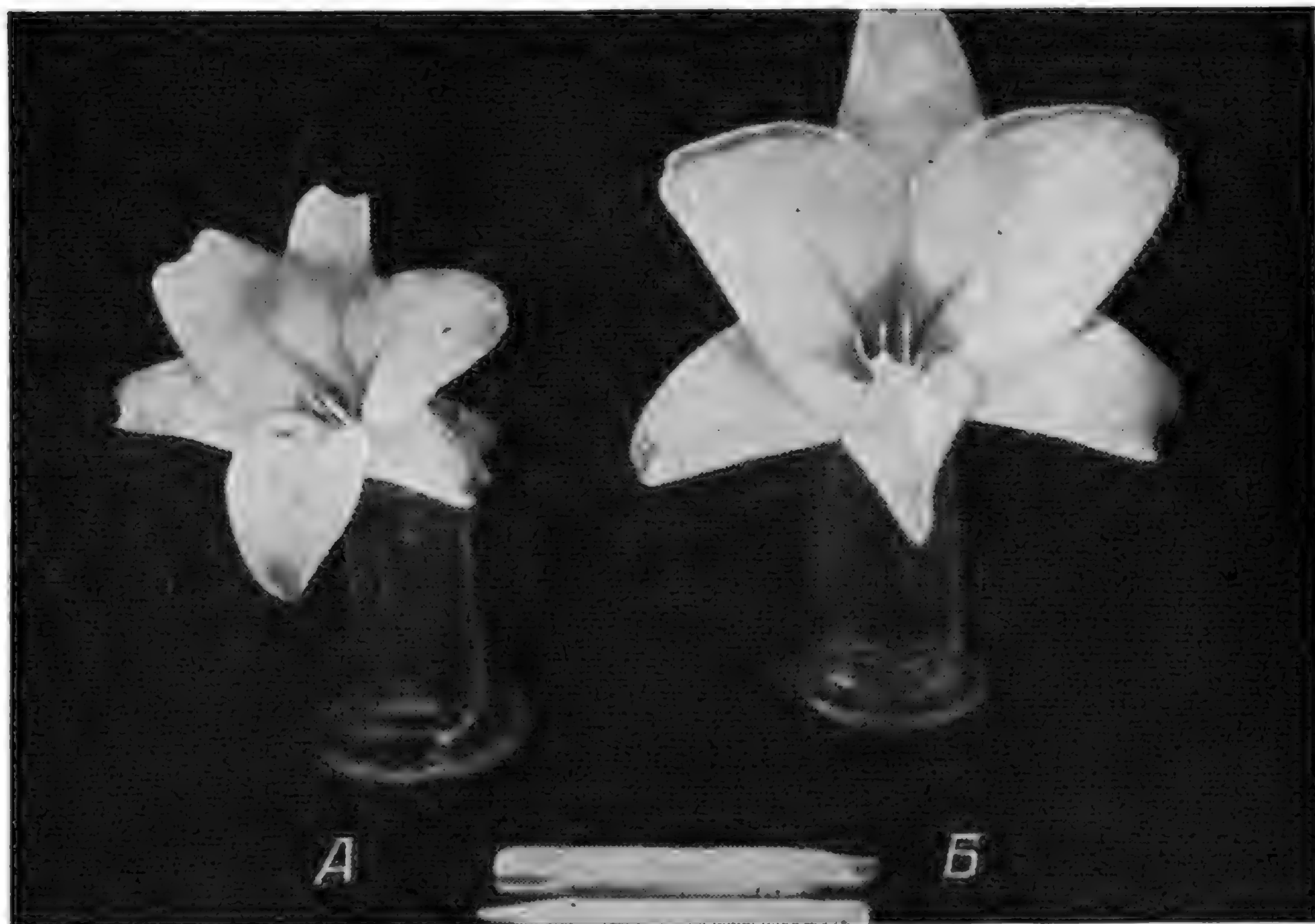
Типы мутаций. Некоторые мутации, называемые *хромосомными*, сопровождаются видимым изменением структуры одной хромосомы или общего числа хромосом в клетке; это может выражаться либо в добавлении лишней хромосомы или утрате одной из хромосом обычного диплоидного набора, либо в удвоении или утроении всего комплекса, в результате чего возникают организмы, называемые *полиплоидами*. Полиплоидные растения и животные обычно бывают более крупными и мощными, чем их родительские формы (рис. 149). Изменения в числе хро-

мосом чаще встречаются у растений, чем у животных, так как благодаря некоторым особенностям размножения растений у них эти изменения могут легко передаваться потомству. Мощность и крупноплодность некоторых культурных сортов томатов, кукурузы, пшеницы и других растений объясняются тем, что они представляют собой полиплоидные формы.

Изменения в структуре отдельных хромосом могут состоять в выпадении (*нехватка*, или *делеция*) или удвоении (*дупликация*) небольшого участка хромосомы, а также в повороте небольшого или значительного участка на 180° , так что его концы меняются местами (*инверсия*); иногда происходит обмен участками между двумя негомологичными хромосомами (*транслокация*). Любое из этих изменений может сопровождаться фенотипическими изменениями и наследоваться в соответствии с законами Менделя. Оказалось, что многие признаки, которые прежде приписывали генным мутациям, на самом деле обусловлены хромосомными мутациями. Мутации, не сопровождающиеся видимым изменением структуры хромосом, называют *точковыми* или *генными* мутациями; они связаны с каким-либо изменением последовательности нуклеотидов в ДНК того или иного гена (разд. 72).

Причины мутаций. Как генные, так и хромосомные мутации можно вызывать искусственно при помощи ряда разнообразных агентов (рентгеновские и ультрафиолетовые лучи; α -,

Рис. 149. Цветки диплоидного (А) и тетраплоидного (Б) растений лилии — типичный пример увеличения размеров, наблюдаемого при удвоении числа хромосом.



β - и γ -излучение; нейтроны; низкие и высокие температуры; некоторые химические вещества, например азотные аналоги иприта, алкилирующие агенты и эпоксиды). Космические и иные естественные излучения, падающие на Землю, могут быть причиной некоторой части наблюдаемых спонтанных мутаций; другие мутации могут возникать в результате случайных «ошибок» в процессе репликации генов. И хромосомные, и точковые мутации происходят как в естественных популяциях, так и в лабораторных линиях. Частота их достаточно велика, чтобы ими можно было объяснить известную нам скорость эволюционных изменений. Однако мутации, возникающие как в естественных, так и в лабораторных популяциях, в большинстве случаев являются «вредными», т. е. приводят к таким фенотипическим изменениям, которые уменьшают шансы их носителей на выживание. Современные растения и животные представляют собой результат длительного процесса естественного отбора, сохранявшего наиболее благоприятные мутации; они высокоспециализированы и хорошо приспособлены к своей среде. Поэтому дальнейшие мутации гораздо чаще будут неблагоприятными, чем полезными.

119. СБАЛАНСИРОВАННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ

Полиморфизмом (это слово означает «многообразие») называют наличие в популяции данного вида двух или нескольких дискретных (т. е. не связанных постепенными переходами) форм, различающихся по какому-то наследственному признаку. Классическим примером

полиморфизма служат группы крови О, А, В и АВ (разд. 95). Можно было бы предположить, что отбор будет приводить к полной гомозиготности популяции по тому из аллелей, фенотипическое проявление которого имеет наибольшую адаптивную ценность. В некоторых случаях эволюция идет именно таким образом, однако это не единственно возможный результат дифференциального воспроизведения. Например, индивидуумы, гетерозиготные по гену серповидноклеточности (Ss), обладают несколько большей устойчивостью к малярии, чем нормальные гомозиготы (SS). В Центральной Африке, где широко распространена малярия, существует сильное положительное давление отбора в пользу устойчивых к этой болезни гетерозиготных индивидуумов (Ss), сильное отрицательное давление отбора в отношении гомозигот (ss), которые страдают тяжелой анемией, и небольшое отрицательное давление — в отношении гомозигот по нормальному аллелю (SS), восприимчивых к малярии. Эти независимые друг от друга, противоположно направленные воздействия отбора поддерживают некоторое равновесие между гомозиготами и гетерозиготами — так называемый *сбалансированный полиморфизм*.

Наличие изменчивости само по себе может иметь для популяции приспособительное значение, так как в полностью гомозиготной популяции отсутствовал бы генетический субстрат для действия естественного отбора. Хорошие шансы на длительное сохранение имеет такая популяция, которая внутренне еще достаточно разнородна, так что в ней могут происходить

дальнейшие адаптивные изменения. Наблюдения над природными популяциями плодовых мушек и других организмов показали, что в их генофондах действительно происходят адаптивные сдвиги даже в ответ на такие изменения внешней среды, как смена времен года.

Гетерозигота может быть лучше приспособлена для размножения и выживания, чем каждая из соответствующих гомозигот. Очевидно, однако, что для сохранения гетерозиготного состояния популяции необходимо наличие в ней также некоторого числа сравнительно менее приспособленных гомозиготных особей. В зависимости от относительной селективной ценности гетерозиготного и гомозиготного состояний создается определенное соотношение аллелей в генофонде, приводящее к оптимальному соотношению в популяции гетерозигот и гомозигот.

120. АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ

Вследствие постоянной конкуренции за пищу и жизненное пространство каждая группа организмов стремится распространиться и занять как можно больше различных местообитаний. Подобная эволюция из одной предковой формы множества разнообразных форм, занимающих различные местообитания, называется *адаптивной радиацией* (рис. 150); она явно выгодна,

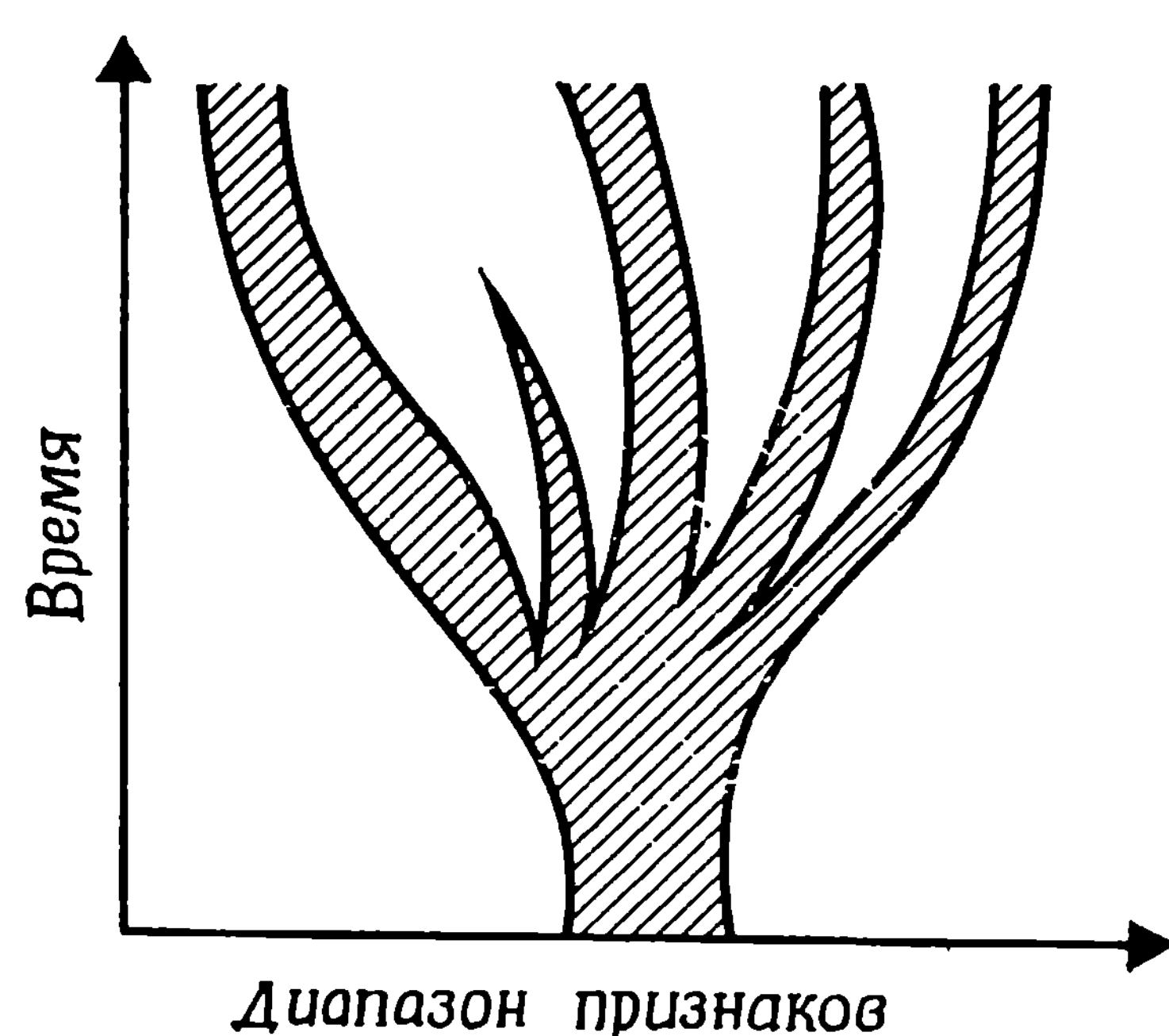


Рис. 150. Схема, иллюстрирующая расширение диапазона различий по данному признаку в процессе эволюции.

Показаны четыре ветви, расходящиеся от одного сравнительно однородного ствола.

поскольку позволяет организмам использовать новые источники пищи и избегать некоторых врагов.

Классическим примером адаптивной радиации может служить эволюция плацентарных млекопитающих (рис. 151); все их современные формы произошли от примитивного насекомоядного существа с пятью пальцами на коротких ногах, ступавшего на землю всей подошвой. Сре-

ди этих форм есть собаки и олени, приспособленные к наземной жизни, для которой важно уметь быстро бегать; белки и приматы, приспособленные к жизни на деревьях; летучие мыши, проникшие в воздушную среду; бобры и тюлени, ведущие земноводный образ жизни; такие чисто водные животные, как киты, дельфины и морские коровы, и, наконец, ведущие подземный образ жизни кроты, гоферы и землеройки. Из признаков, подвергшихся изменениям, можно назвать число и форму зубов, длину и число костей в скелете конечностей, число мышц и места их прикрепления, густоту и окраску шерсти, длину и форму хвоста; все эти изменения способствовали адаптации к той или иной среде.

В более раннее геологическое время происходила сравнимая по масштабам адаптивная радиация пресмыкающихся. Но возможна и радиация гораздо меньшего масштаба, как, например, дифференциация дарвиновых вьюрков на Галапагосских островах, лежащих к западу от Эквадора. Некоторые из них — наземные птицы, питающиеся главным образом семенами, другие кормятся в основном кактусами, третьи перешли к жизни на деревьях и питаются насекомыми. У всех этих форм отмечаются эволюционные изменения в величине и форме клюва. Таким образом, сущность адаптивной радиации состоит в развитии из общей предковой формы множества разнообразных форм, каждая из которых по-своему специализируется, приспособляясь к своему особому местообитанию.

Адаптивную радиацию, при которой один предковый тип дает начало нескольким линиям организмов, различным образом приспособленным к разным условиям жизни, можно назвать *дивергентной эволюцией*. Довольно часто встречается и противоположное явление — *конвергентная эволюция*, когда у двух или нескольких не родственных между собой групп в результате адаптации к сходным условиям среды вырабатываются более или менее сходные особенности (рис. 152). Например, эволюция привела к развитию крыльев не только у птиц, но и у некоторых млекопитающих (летучих мышей) и рептилий (птерозавров), а также у насекомых. Очень сходные обтекаемые контуры тела, спинные и хвостовые плавники и ластовидные передние и задние конечности развились у дельфинов (которые относятся к млекопитающим), у ныне вымерших ихтиозавров (которые были пресмыкающимися) и у рыб, как хрящевых, так и костных (рис. 153). У кротов и гоферов в процессе адаптации к подземному образу жизни выработалось сходное строение передних и

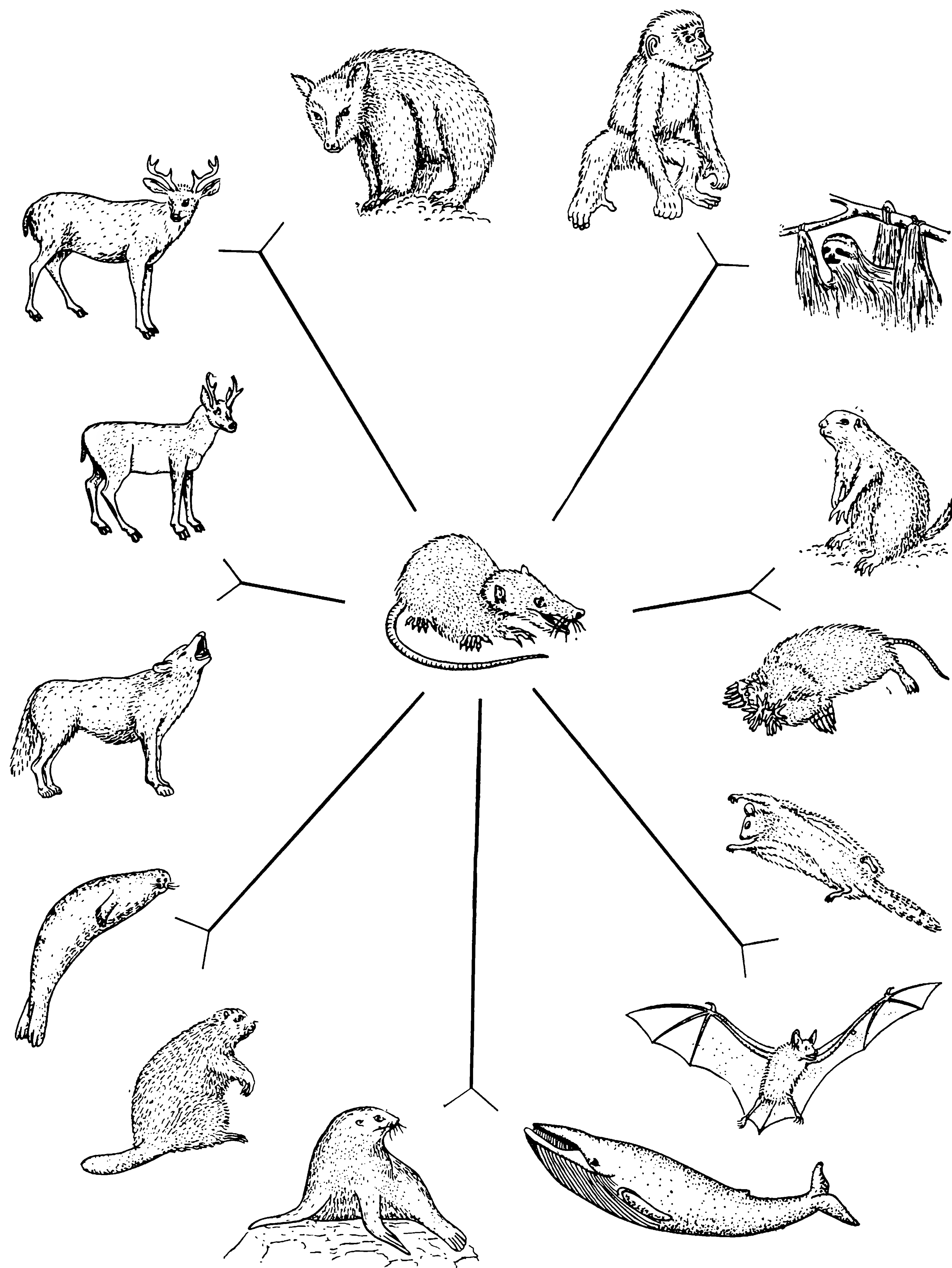


Рис. 151. Адаптивная радиация.

Все изображенные здесь млекопитающие произошли от общего предка, помещенного в центре; однако все они приспособились к различным типам среды.

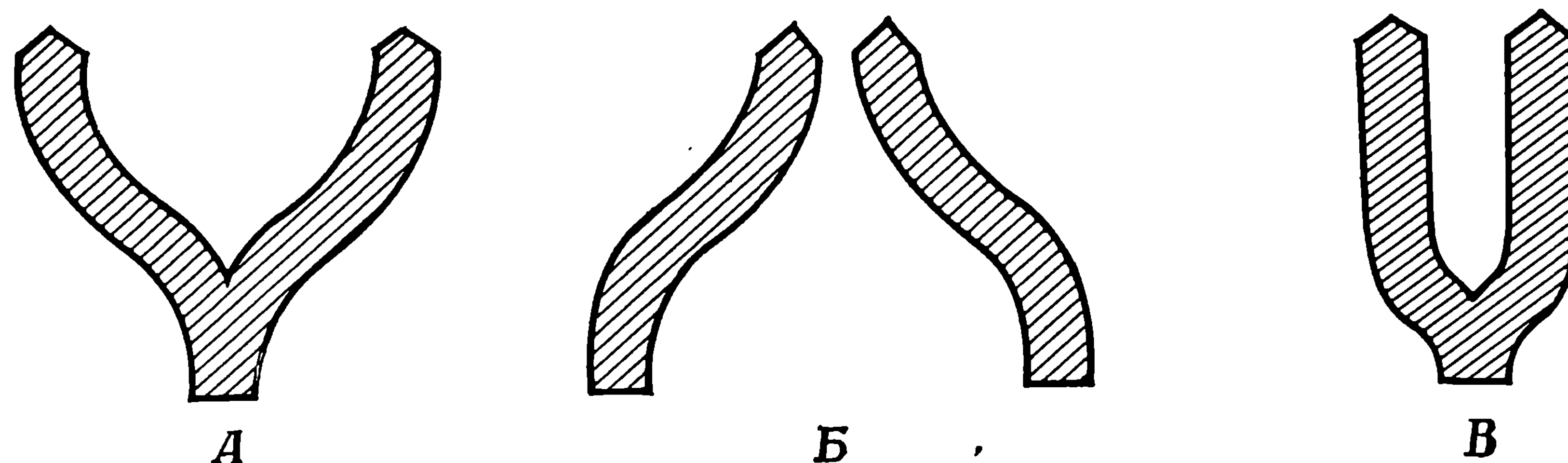


Рис. 152. Схема, иллюстрирующая различие между дивергентной (А), конвергентной (Б) и параллельной эволюцией (В).

При дивергентной эволюции один ствол разделяется на две расходящиеся ветви, различие между которыми возрастает по мере дальнейшей эволюции. При конвергентной эволюции две линии, первоначально совершенно различные, становятся все более сходными — вероятно, потому, что они развиваются в сравнимых местобитаниях и приспособляются к сходным условиям. При параллельной эволюции исходная линия разветвляется на две, которые затем долгое время развиваются параллельно, так как каждая из них по-своему реагирует на сходные внешние влияния.

задних ног, приспособленных для рытья, хотя кроты относятся к насекомоядным, а гоферы — к грызунам. Глаз кальмара и глаза низших позвоночных, например рыб, также очень сходны по своему строению, хотя пути их эмбрионального развития весьма различны.

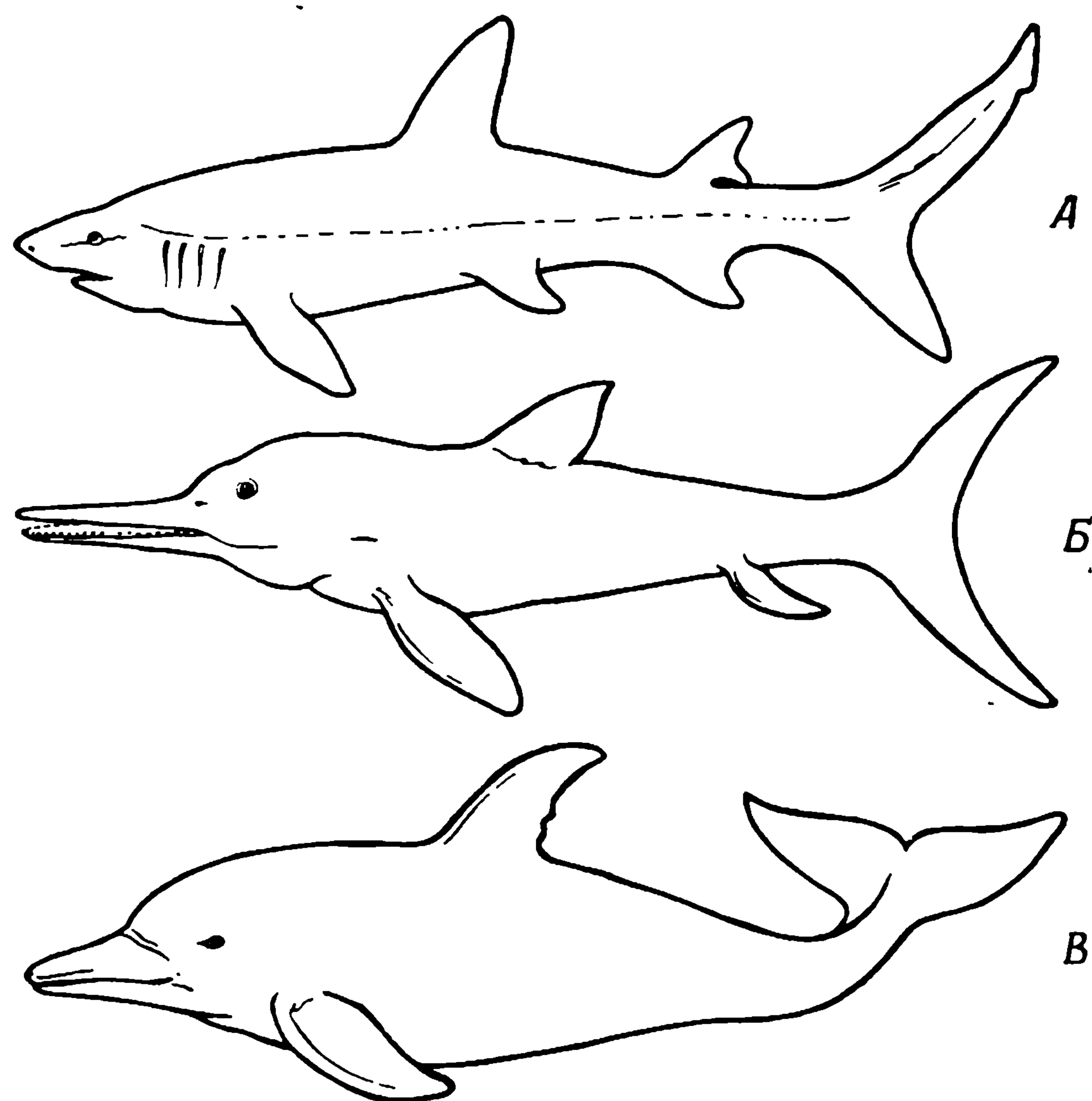


Рис. 153. Конвергентная эволюция.

А. Акула. Б. Ихтиозавр (ископаемая рептилия). В. Дельфин (млекопитающее). Все эти формы обладают заметным внешним сходством, возникшим в процессе приспособления к одной и той же среде.

121. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

Единицей классификации как для растений, так и для животных служит *вид*. Трудно дать такое определение вида, которое одинаково хо-

рошо подходило бы для всех групп животных и растений; можно сказать, однако, что вид — это популяция особей, обладающих сходными морфологическими и функциональными признаками, имеющих общее происхождение и в естественных условиях скрещивающихся только между собой. Можно также определить вид как совокупность демов или популяций, внутри которых возможно скрещивание, как группу популяций с общим генофондом. В этом определении подразумевается, что между двумя различными видами нет свободного обмена генами: один вид отделен от другого репродуктивной преградой, которая препятствует скрещиванию между ними. Такие преграды не всегда абсолютно исключают возможность скрещивания, однако отдельные случаи гибридизации между подобными группами организмов не меняют их статуса отдельных видов.

Близкие виды группируются в следующую, более высокую систематическую единицу — *род*. Научные названия растений и животных состоят из двух латинских слов, означающих род и вид. Эта система именования организмов, называемая *биномиальной* (двуименной), была впервые последовательно использована шведским натуралистом Карлом Линнеем. Линней, как и многие биологи до него, сознавал, что живые организмы делятся на обособленные группы, так что любое растение или животное можно отнести к определенной, обособленной категории, или виду, организмов. Линней описал и систематизировал растения в своей книге «Species Plantarum» («Виды растений, 1753 год), а животных — в «Systema Naturae» («Система природы», 1758 год). Его система классифика-

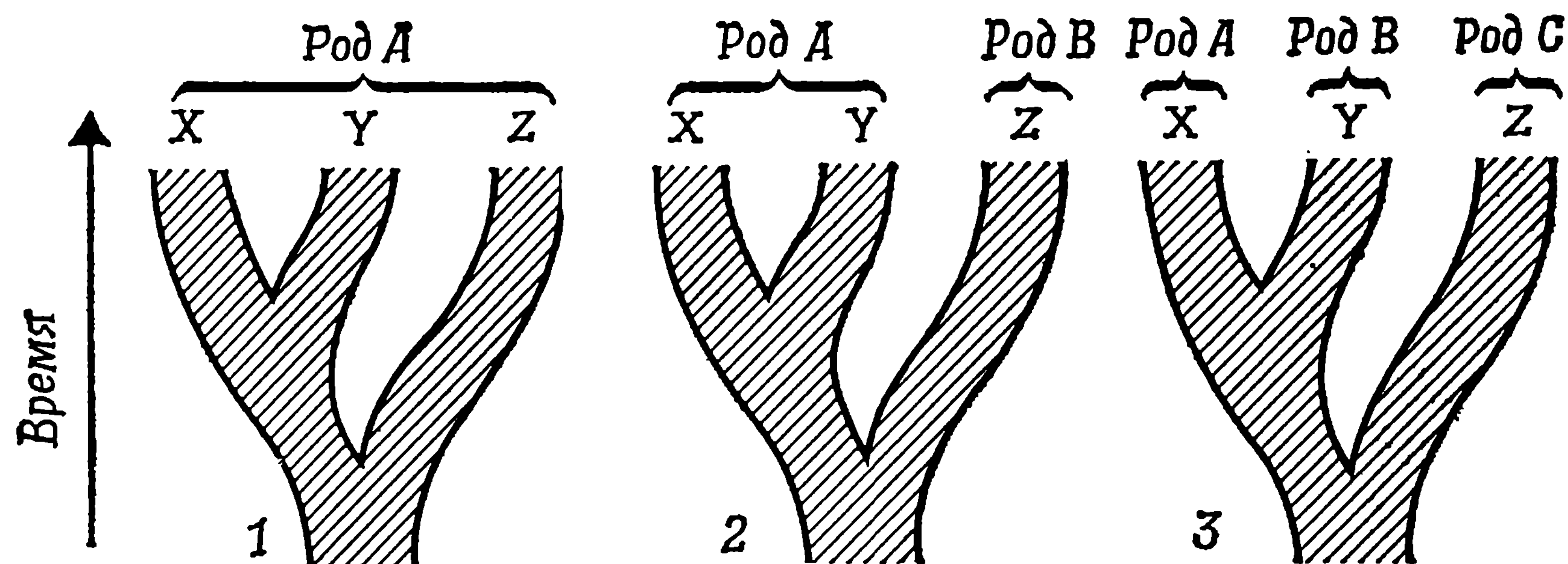


Рис. 154. Из одной исходной группы организмов в процессе эволюции образовались три различные группы — X, Y и Z.

Разные биологи могут отнести эти группы к одному и тому же роду (1), к двум родам (2) или же к трем родам (3). Некоторые биологи отдают предпочтение таксономическим системам с небольшим числом групп высшего порядка и многочисленными подразделениями; другие предпочитают выделять каждую сколько-нибудь обособленную группу, приписывая ей относительно высокий ранг. Не существует какой-либо единственно правильной системы классификации организмов ни для одной группы растительного или животного царства.

ции строилась на основе морфологических сходств и различий между организмами; но поскольку черты морфологического сходства определяются специфическим родством различных генофондов, современная система классификации организмов, основанная на их эволюционном родстве, во многом сходна с той, которую создал Линней. В современной системе также используется биномиальная номенклатура; например, научное название домашней кошки — *Felis domestica* — относится ко всем породам домашних кошек — персидской, сиамской, бесхвостой, абиссинской и т. д. Все они принадлежат к одному и тому же виду и способны скрещиваться между собой. Близкими видами того же рода являются лев (*Felis leo*), тигр (*Felis tigris*) и леопард (*Felis pardus*). Собака (*Canis familiaris*) относится к другому роду. Название рода стоит на первом месте и пишется с прописной буквы, а название вида — на втором и пишется со строчной буквы.

Подобно тому как виды объединяются в роды, близкие роды группируются в семейства, семейства — в порядки или отряды, порядки — в классы, а классы — в типы. Таким образом, тип — самая крупная из основных таксономических единиц растительного и животного царств, а вид — самая мелкая единица. Человек, например, относится к типу Chordata, подтипу Uertebrata, классу Mammalia, подклассу Eutheria, отряду Primates, семейству Hominidae, роду *Homo*, виду *sapiens*.

Многие растения и животные распадаются на легко различимые естественные группы, и их классификация не представляет никаких

затруднений. Однако существуют другие формы, которые занимают промежуточное положение между какими-либо двумя группами и имеют общие особенности с каждой из них; такие формы трудно классифицировать. Число и состав основных групп варьируют в зависимости от принятой системы классификации и от взглядов ученого, строящего систему (рис. 154). Некоторые систематики стремятся распределять организмы по уже существующим категориям, другие предпочитают создавать специальные категории для форм, не укладывающихся ни в одну из уже известных таксономических единиц. Так, по мнению различных систематиков, существует от 10 до 36 типов животных и от 4 до 12 типов растений.

Решить проблему видообразования — значит объяснить, каким образом элементарные эволюционные изменения в популяции могут в конце концов приводить к образованию новых видов, родов, семейств и отрядов и как возникают преграды, препятствующие скрещиванию между зарождающимися видами. Если скрещивания между отдельными подгруппами в пределах данной популяции становятся все более и более редкими, а получающиеся от этих скрещиваний гибриды — все менее плодовитыми, эти подгруппы в конце концов превращаются в отдельные виды. Всякий фактор, затрудняющий скрещивание между группами или организмами, называется *изолирующим механизмом*.

Один из самых обычных видов изоляции — это *географическая изоляция*, при которой группы родственных организмов бывают разделены какой-либо физической преградой, например

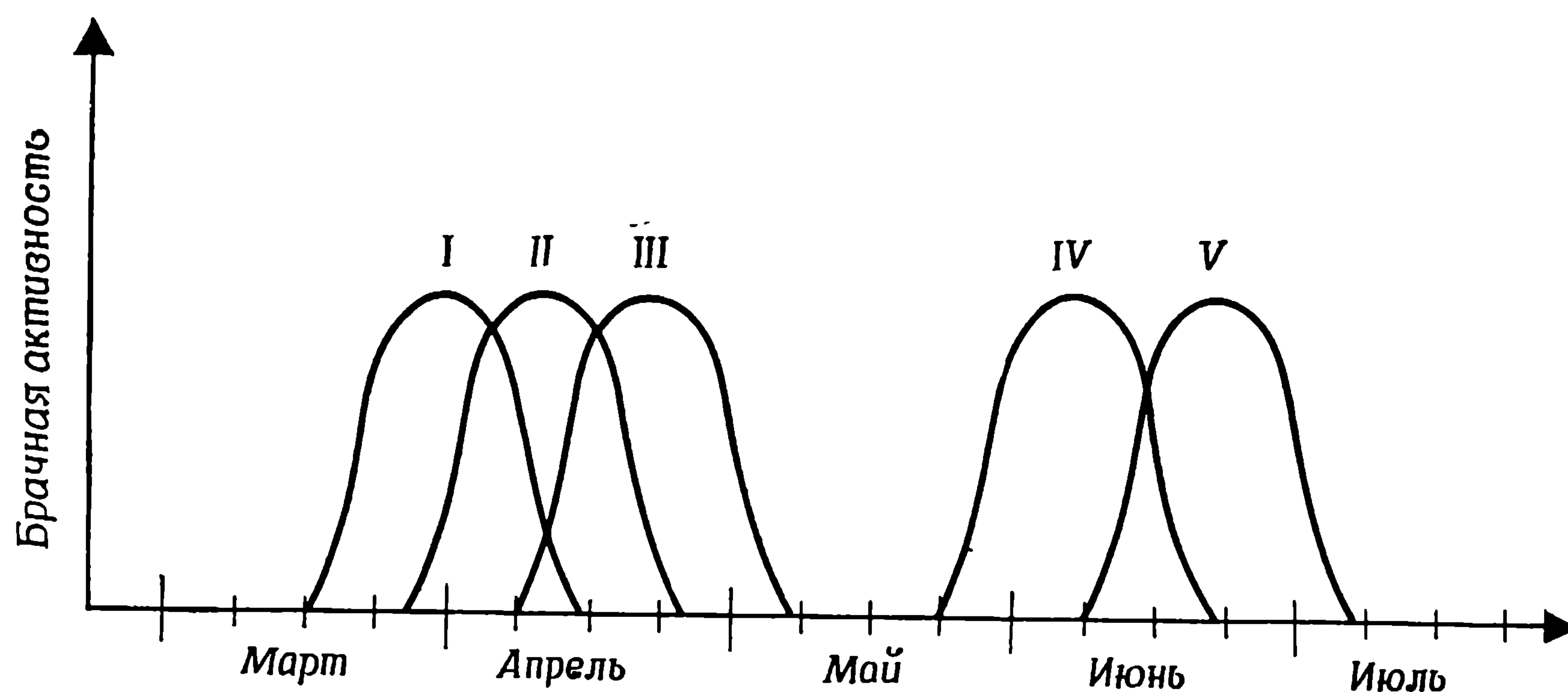


Рис. 155. Периоды размножения пяти видов лягушек в одной части штата Нью-Йорк.

У всех видов максимумы половой активности приходятся на разное время. В тех случаях, когда периоды размножения разных видов перекрываются, животные обычно разделены, так как размножаются в различных местах. I — лесная лягушка; II — леопардовая лягушка; III — тигровая лягушка; IV — зелёная лягушка; V — лягушка-бык.

морем, пустыней, ледником, горным хребтом или рекой. Так, две долины, расположенные недалеко одна от другой, но разделенные хребтом, покрытым вечными снегами, бывают населены специфичными для каждой из них видами растений и животных. Поэтому в горах на данную площадь обычно приходится больше разных видов, чем на такую же площадь на равнине. Например, в горах западной части США известно 23 вида и подвида кроликов, тогда как в гораздо более обширных равнинных областях Среднего Запада и востока США обитает только 8 видов.

Еще одним ярким примером влияния географической изоляции может служить фауна областей, разделенных Панамским перешейком. По обе стороны от перешейка типы и классы морских беспозвоночных представлены различными, хотя и близкими видами. Во время третичного периода в течение 16 млн. лет между Северной и Южной Америкой не было связи, и поэтому морские животные могли свободно перемещаться из области нынешнего Мексиканского залива в Тихий океан и обратно. Появление Панамского перешейка привело к изоляции близкородственных групп животных, и современные различия между обеими фаунами — это результат накопления генетических различий в период этой изоляции.

Обычно географическая изоляция не бывает постоянной; поэтому разобщенные ранее группы могут снова встретиться и между ними может возобновиться скрещивание, если только за это время между ними не возникло генетической изоляции, т. е. стерильности при скрещивании.

Различные расы человека — результат изоляции и накопления случайных мутаций, однако, поскольку межрасовая стерильность возникнуть не успела, расовые различия быстро сглаживаются, как только исчезают географические преграды. Генетическая изоляция бывает обусловлена мутациями, возникающими случайно, независимо от других мутаций, влияющих на морфологические или физиологические признаки. Поэтому в одних случаях она может наступить очень скоро, когда длительная географическая изоляция уже создаст заметные различия между двумя группами организмов, а в других случаях может возникнуть в пределах одной, в остальном гомогенной группы. Подобная мутация произошла, например, у одного вида плодовой мушки, *Drosophila pseudoobscura*, в результате чего возникло две группы мушек, совершенно неотличимых внешне, но абсолютно стерильных при скрещивании друг с другом. Эти две группы изолированы генетически столь же эффективно, как если бы они обитали на разных материках, и нет сомнений, что по прошествии ряда поколений и после накопления различных мутаций они приобретут и внешне заметные различия.

В тех случаях, когда две группы животных, обитающие в одной и той же географической области, занимают различные местообитания, между ними возникает экологическая изоляция. Морские животные, обитающие только в литоральной зоне, хорошо изолированы от других, живущих на расстоянии всего лишь нескольких метров от них, но ниже зоны отлива. Иногда экологическая изоляция обусловле-

на просто тем, что период размножения у двух групп приходится на несколько различное время года (рис. 155).

122. ВОЗНИКНОВЕНИЕ НОВЫХ ВИДОВ ПУТЕМ ГИБРИДИЗАЦИИ

Обычно потомки от скрещивания между разными видами бывают стерильны, однако иногда все-таки случается, что в результате *гибридизации* представителей двух различных, но очень близких видов возникает новый, третий вид. Такие факты делают затруднительным четкое и незыблемое определение «вида». Гибридная форма может объединить в себе лучшие признаки обоих родительских видов, в результате чего получится новая форма, приспособленная к данной среде лучше, чем каждая из исходных форм. Очевидно, что если новая форма соединит в себе худшие особенности родителей, то она окажется в очень невыгодном положении и вряд ли сможет сохраниться.

При скрещивании видов, различающихся по числу хромосом, потомство обычно бывает стерильным. Несходные хромосомы не могут нормально конъюгировать в процессе мейоза, так что образующиеся яйцеклетки и сперматозоиды не получают нормального набора хромосом — по одной из каждой пары. Однако если у таких *межвидовых гибридов* происходит удвоение числа хромосом, то мейоз может протекать нормально и дает нормальные половые клетки. После этого гибридная форма будет размножаться в чистоте и не будет давать плодовитого потомства при скрещивании с той или другой из родительских форм. У многих близких видов высших растений число хромосом кратно какому-то основному числу; так, имеются виды пшеницы с 14, 28 и 42 хромосомами, виды роз с 14, 28, 42 и 56 хромосомами и виды фиалок, у которых число хромосом равно всем числам от 12 до 54, кратным 6.

Подобные естественные ряды возникают, вероятно, в результате гибридизации и удвоения хромосом; это подтверждается лабораторными экспериментами, давшими много подобных рядов. Одно из наиболее известных экспериментальных скрещиваний такого рода произвел Г. Д. Карпеченко, скрестивший редьку с капустой в надежде получить растение с «вершком» капусты и «корешком» редьки. Хотя редька и капуста принадлежат к разным родам, оба эти растения имеют по 18 хромосом, и полученный гибрид также имел 18 хромосом — по 9 от каждого из родителей. Хромосомы редьки и хромосомы капусты не сходны между собой, поэтому они не могли нормально конъюгиро-

вать при мейозе и гибридная форма была почти полностью стерильной. Однако несколько яйцеклеток и несколько пыльцевых зерен случайно содержали все 18 хромосом, и при скрещивании двух таких форм было получено растение с 36 хромосомами. Это новое растение было плодовитым, так как в процессе мейоза хромосомы редьки и хромосомы капусты конъюгировали с себе подобными; оно обладало некоторыми признаками каждого из родителей и сохраняло их в чистоте при размножении. К сожалению, у этого растения были «вершки» редьки и корни капусты. Поскольку оно не скрещивалось ни с одним из родительских видов, это был действительно новый вид, возникший в результате гибридизации и удвоения числа хромосом.

В природе аналогичное удвоение наблюдали у злаков рода *Spartina*. Один из видов, *S. townsendi*, впервые появился более 100 лет назад в Саутгемптонском порту (Англия) наряду с двумя другими видами — *S. stricta* и *S. alterniflora*. Новый вид, *S. townsendi*, гораздо более мощный, чем два других, очень быстро распространился, и так как он оказался весьма полезным для закрепления почвы, то его стали использовать на дамбах в Голландии и в других частях земного шара. Поскольку он по многим признакам оказался промежуточным между двумя другими видами, вместе с которыми его впервые обнаружили, был сделан вывод о его гибридном происхождении. Это подтвердилось при изучении числа хромосом: оказалось, что у *S. townsendi* 126 хромосом, у *S. stricta* — 56, а у *S. alterniflora* — 70. Таким образом, в данном случае новый вид, несомненно, возник путем гибридизации и удвоения числа хромосом.

123. ФИЛОГЕНЕЗ

Эволюционную историю какой-либо группы организмов называют ее *филогенезом*. При решении многих биологических вопросов совершенно необходимо знать, какие организмы находятся в наиболее близком родстве между собой, т. е. еще недавно произошли от общих предков, и какие имели общих предков лишь в далеком прошлом. Для того чтобы установить филогенетические связи той или иной группы организмов, исследователь должен изучать как можно больше признаков этой группы и других близких форм, стараясь отыскать черты сходства или различия, которые могли бы помочь ему в решении этой задачи. Вначале исследователи ограничивались главным образом сравнением морфологических особенностей — строения скелета, расположения мышц и нервов и т. п. Сейчас, однако, появилась возможность

сравнивать множество физиологических, биохимических, иммунологических и цитологических признаков и использовать результаты такого сравнения для проверки выводов, основанных на морфологических данных. Можно с удовлетворением отметить, что данные, полученные с помощью новейших, очень сложных методов биохимического анализа белков различных организмов, удивительно хорошо согласуются с картиной эволюционных отношений, установленных сто лет назад на основании сходства чисто морфологических черт, изучавшихся на макроскопическом уровне.

124. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Факты, свидетельствующие об эволюции органического мира, чрезвычайно убедительны и многообразны, и после ознакомления с ними не остается никаких сомнений, что новые виды возникают из ранее существовавших в результате наследственных изменений. Эволюционная история многих животных и некоторых растений подробно зафиксирована в так называемой *палеонтологической летописи* — в ископаемых остатках, которые служат прямым доказательством эволюции и позволяют восстановить детали филогенеза и взаимоотношения многих эволюционных линий. Во всех областях биологии большинство частных фактов приобретает смысл и значение только в том случае, если рассматривать их в свете эволюционного развития организмов.

Ископаемыми остатками называют не только

кости, раковины, зубы и другие сохранившиеся твердые части растений или животных, но и любые отпечатки и следы, оставленные некогда существовавшим организмом (рис. 156). Несмотря на множество найденных ископаемых животных и растений, не следует забывать о том, что до нас дошли остатки лишь небольшой части всех живших когда-либо организмов, а открыта и изучена пока еще только какая-то доля этих остатков. Сбором, описанием и интерпретацией обильных и разнообразных данных о живых существах прошлых времен занимается наука *палеонтология*.

Один из обычных типов ископаемых остатков — следы ног или ползания, сохранившиеся на мягком иле, который впоследствии затвердел. По таким отпечаткам можно кое-что сказать о строении и пропорциях тела животного, оставившего след. Ископаемые остатки позвоночных — это в большинстве случаев части скелета, по которым можно составить представление о положении тела животного и о способе его передвижения. По рубцам на костях, показывающим место прикрепления мышц, палеонтолог может сделать заключение о расположении и размерах мышц, а из этого в свою очередь вывести форму тела. Таким образом создают реконструкции внешнего вида животных при жизни. О таких признаках, как характер и окраска шерсти или чешуй, можно лишь строить предположения.

Удивительным типом ископаемых являются остатки, у которых первоначальные твердые части или (что случается реже) мягкие ткани бы-

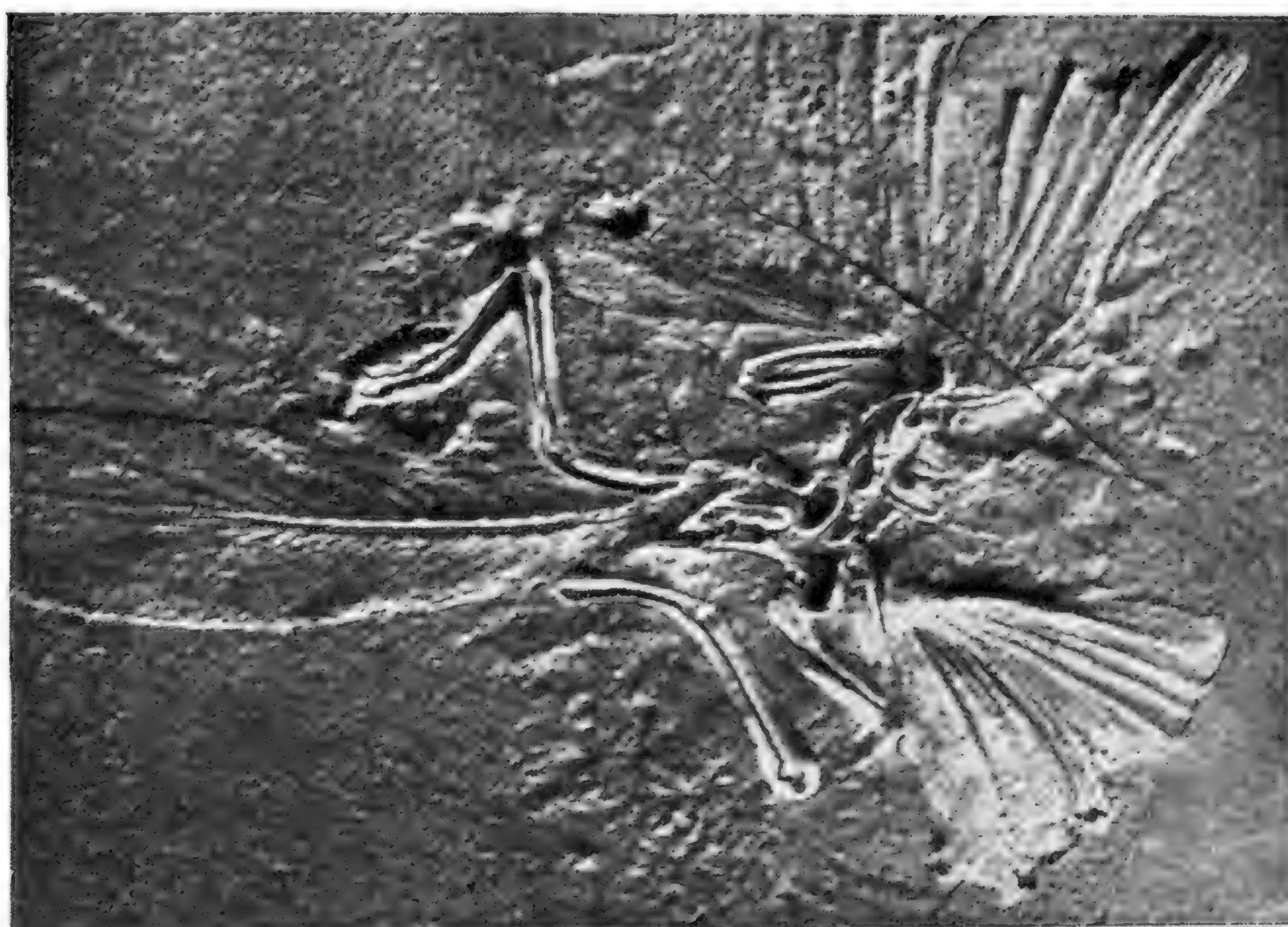


Рис. 156. Ископаемые остатки археоптерикса — птицы юрского периода.

Рис. 157. Термит, замурованный в янтаре.

Насекомое прекрасно сохранилось, несмотря на то что оно жило в середине третичного периода (примерно 38 млн. лет назад).



ли замещены минеральными веществами. Процесс такого замещения называется *окаменением*, а замещающими минералами могут быть пирит, кварц, углекислый кальций или другие вещества. Например, мышцы акулы давностью более 300 млн. лет благодаря процессу окаменения настолько хорошо сохранились, что в шлифах под микроскопом можно различить не только отдельные мышечные волокна, но и их поперечную исчерченность.

Отпечатки и ядра внешне похожи на окаменелости, но образуются иначе. *Отпечатки* возникают при затвердевании осадка, окружавшего погребенный организм, и последующем разложении и выносе органогенного материала циркулирующими грунтовыми водами. Иногда полости, образовавшиеся таким способом на месте организмов, в дальнейшем заполняются минеральными веществами, которые в свою очередь затвердевают, формируя *ядра* — копии первоначальной структуры.

Мелкие организмы, например насекомые и пауки, могут сохраняться в янтаре — ископаемой смоле хвойных деревьев. Первоначально смола была достаточно жидкой, чтобы поглотить завязшее в ней хрупкое насекомое и проникнуть в каждую его частичку; затем она постепенно затвердевала, сохранив животное в целости (рис. 157). Необычную разновидность ископаемых представляют собой животные, со-

хранившиеся в замороженном состоянии. Например, в Сибири и на Аляске находили замороженные остатки мамонтов, пролежавшие более 250 000 лет; мясо их настолько хорошо сохранилось, что его ели собаки.

Для образования и сохранения ископаемых необходимо, чтобы организм был погребен. Это может произойти на дне водоема или на суше, в результате накопления приносимого ветром песка, почвы или вулканического пепла. Тела многих людей и животных, обитавших в Помпее, сохранились в вулканическом пепле Везувия почти неповрежденными. Иногда животные погибают и захороняются в болоте или в яме, заполненной асфальтом, такой, как знаменитая асфальтовая яма Ле-Бре в Лос-Анджелесе, в которой были найдены великолепно сохранившиеся ископаемые животные плейстоценовой эпохи.

Но даже если бы мы не располагали этими удивительно подробными палеонтологическими данными, то сведений, которые можно почерпнуть из морфологии, физиологии и биохимии современных растений и животных, их эмбриологии и генетики и характера их распространения по земному шару, оказалось бы достаточно для доказательства биологической эволюции.

Современные организмы можно разделить на четко разграниченные группы только потому,

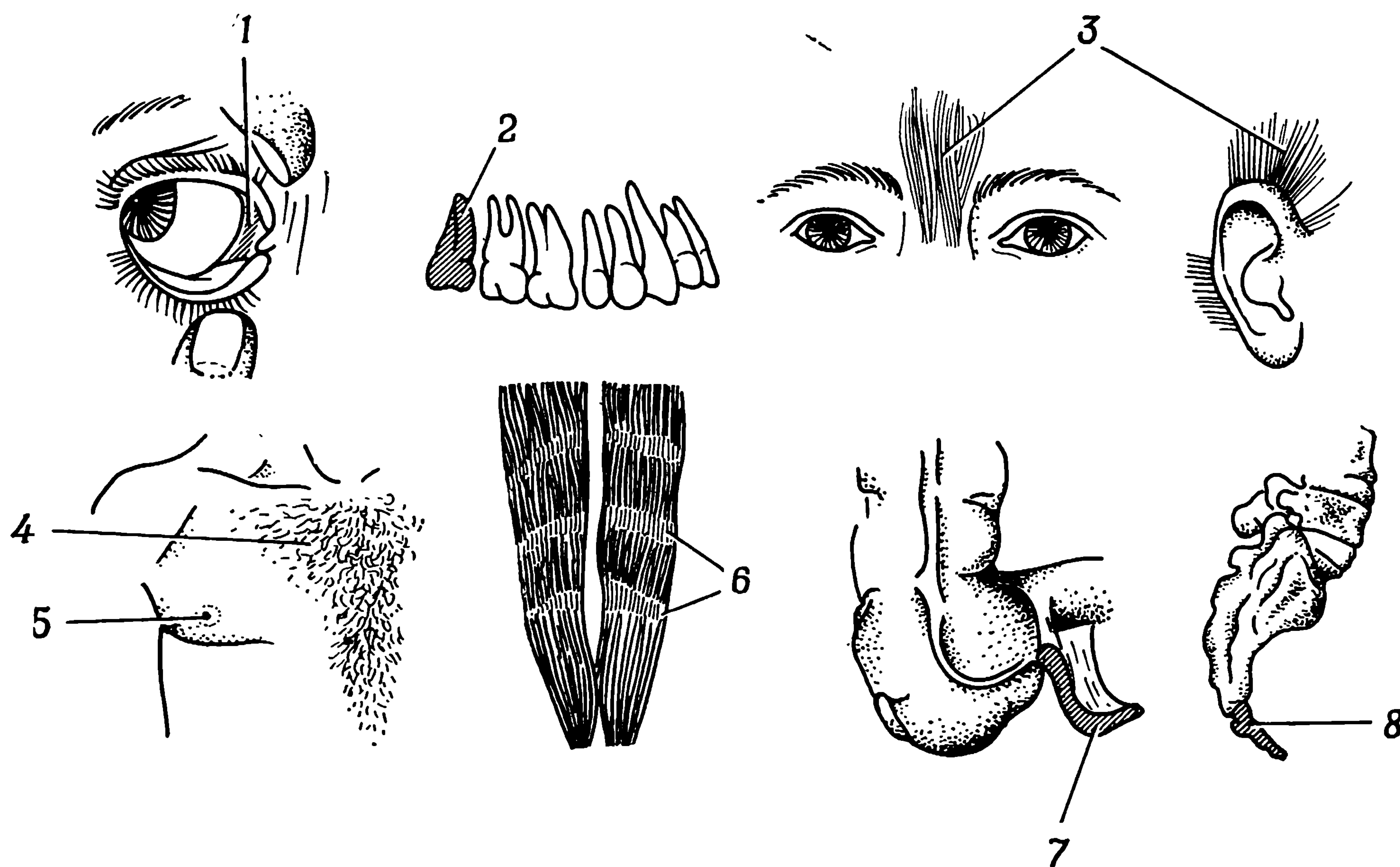


Рис. 158. Некоторые рудиментарные органы человека.

1 — мигательная перепонка; 2 — зуб мудрости; 3 — мышцы носа и уха; 4 — волосы на теле; 5 — сосок у мужчины; 6 — сегментация мышц живота; 7 — червеобразный отросток; 8 — копчиковые позвонки.

что большинство промежуточных форм вымерло. Если бы все животные и растения, когда-либо населявшие земной шар, существовали до сих пор, то они образовали бы непрерывные ряды форм — от самых примитивных до самых сложных, и было бы очень трудно разбить органический мир на ясно очерченные таксономические группы. Ныне живущие виды кто-то назвал «островками жизни в океане смерти»; их уподобляют также концевым побегам дерева, ствол и главные ветви которого исчезли. Задача систематики состоит в том, чтобы восстановить ветви и поместить каждый побег на соответствующую ветвь.

Живые существа на основании их признаков можно расположить таким образом, что получится иерархическая система категорий — виды, роды, семейства, отряды, классы и типы. Самое естественное объяснение этого состоит в том, что такого рода иерархия отражает эволюционное родство организмов. Если бы различные формы растений и животных не были связаны происхождением от общих предков, то разные признаки сочетались бы у них случайным образом и установление подобной иерархии было бы невозможно.

Сравнивая строение той или иной системы органов у различных животных или растений, легко заметить, что в каждой группе организмов она построена по единому в своей основе плану. Такие сравнения очень полезны для

выяснения эволюционных связей, но при этом следует сопоставлять только гомологичные органы. *Гомологичными* называют органы, сходные по общему плану строения, по своим взаимоотношениям с окружающими органами и тканями, по эмбриональному развитию и, наконец, по иннервации и кровоснабжению. Передний ласт тюленя, крыло летучей мыши, передняя лапа кошки, передняя нога лошади и рука человека (рис. 212) гомологичны друг другу, хотя на первый взгляд они несходны и приспособлены к выполнению совершенно разных функций. Все эти органы имеют почти одинаковое число костей, мышц, нервов и кровеносных сосудов, расположенных по одному и тому же плану, и пути их развития очень сходны. Наличие гомологичных органов хотя бы и приспособленных для выполнения совершенно несходных функций, служит веским доводом в пользу общего происхождения обладающих ими организмов.

У большинства растений и животных можно обнаружить органы или части органов, которые нередко бывают недоразвиты или же лишены какой-либо важной части по сравнению с гомологичными структурами у родственных организмов. У человека можно насчитать свыше 100 таких *рудиментарных структур*; к ним относятся червеобразный отросток слепой кишки, копчик (слившиеся хвостовые позвонки), зубы мудрости, третье веко, волосяной покров туловища и конечностей, мышцы, приводящие в дви-

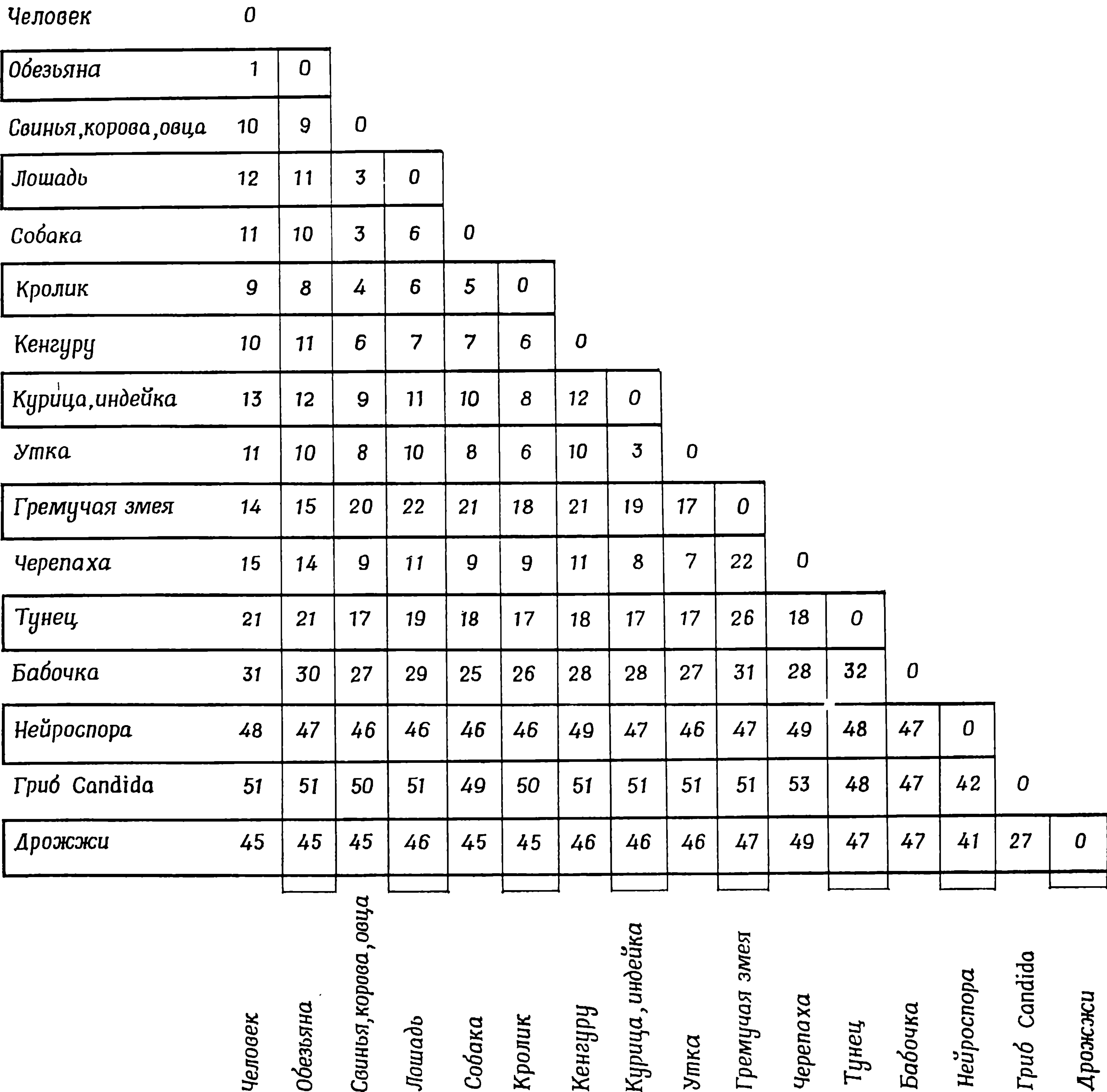


Рис. 159. Схема, иллюстрирующая различия в последовательности аминокислот в цитохроме с у разных видов растений и животных. На каждом пересечении строки и столбца указано число несовпадающих аминокислот в цитохромах соответствующих видов.

жение уши (рис. 158). Подобные рудименты представляют собой остатки органов, которые у соответствующей предковой формы были вполне развиты. Вследствие какого-то изменения в окружающей среде или в образе жизни вида определенный орган утратил значение для выживания и постепенно перестал функционировать. У всех организмов постоянно происходят мутации, приводящие к уменьшению размеров и ослаблению функции тех или иных органов. В тех случаях, когда эти органы имеют

значение для выживания, организмы, претерпевающие подобные мутации, конечно, элиминируются. Если же эти органы не нужны для выживания, они постепенно уменьшаются, становятся «рудиментарными» и в конце концов исчезают. Выводы об эволюционном родстве организмов могут основываться не только на морфологических сопоставлениях, но и на сравнении физиологических и биохимических особенностей. Особенно плодотворным в смысле выяснения

родственных связей между животными оказалось изучение крови. Степень сходства между белками крови различных животных определяют при помощи *реакции антиген — антитело*. Подопытному животному, обычно кролику (или овце), вводят несколько раз подряд сыворотку крови человека, содержащую белки, чуждые крови кролика. В ответ на это плазматические клетки кролика вырабатывают антитела, специфичные для антигенов крови человека. Эти антитела можно выделить, если взять у кролика кровь и дать ей свернуться, чтобы получить сыворотку (в которой находятся антитела). Даже разведенная сыворотка при смешивании с кровью человека вызывает заметную преципитацию (выпадение осадка), обусловленную соединением антигенов с антителами. Однако для того, чтобы получить преципитацию не с кровью человека, а с какой-либо другой кровью, сыворотка должна быть гораздо более концентрированной, и даже при этом условии преципитация может наступить с большой задержкой или не произойти вовсе. Вводя целой серии кроликов кровь животных разных видов, удалось получить серию антител, причем каждый тип антител был специфичен к белкам крови какого-либо определенного вида животных.

Тысячи опытов с кровью различных животных позволили установить, что между белками крови всех млекопитающих имеется известное сходство, причем о степени сходства между различными млекопитающими можно судить на основании того, при сколь больших разведениях растворов антител и антигенов еще можно получить заметную преципитацию. Как показывают эти определения, ближайшими «кровными родичами» человека являются человекообразные обезьяны; за ними следуют обезьяны Старого Света, цепкохвостые обезьяны Нового Света и долгопяты. Из всех приматов наиболее далеки от человека лемуры, так как их кровь вызывает самую слабую преципитацию в пробе с антителами, специфичными к сыворотке человека. Биохимическое родство множества различных животных, установленное таким образом, очень хорошо совпадает с родством, установленным другими методами.

При изучении последовательности аминокислот в α - и β -цепях гемоглобина у разных видов между ними обнаружилось, конечно, большое сходство, но выявились и специфические различия, характер которых показывает, в какой последовательности могли возникать в процессе эволюции соответствующие мутации — изменения пар оснований в ДНК. Эволюционные отношения, выведенные из этих данных, полностью согласуются с выводами, основан-

ными на морфологических исследованиях. Результаты анализа последовательности аминокислот в белковом компоненте цитохромов также согласуются с этими выводами (рис. 159). Таким образом, данные об эволюционных взаимоотношениях можно получить не только при изучении макроскопического строения организмов, но и при анализе сходств и различий в структуре молекул.

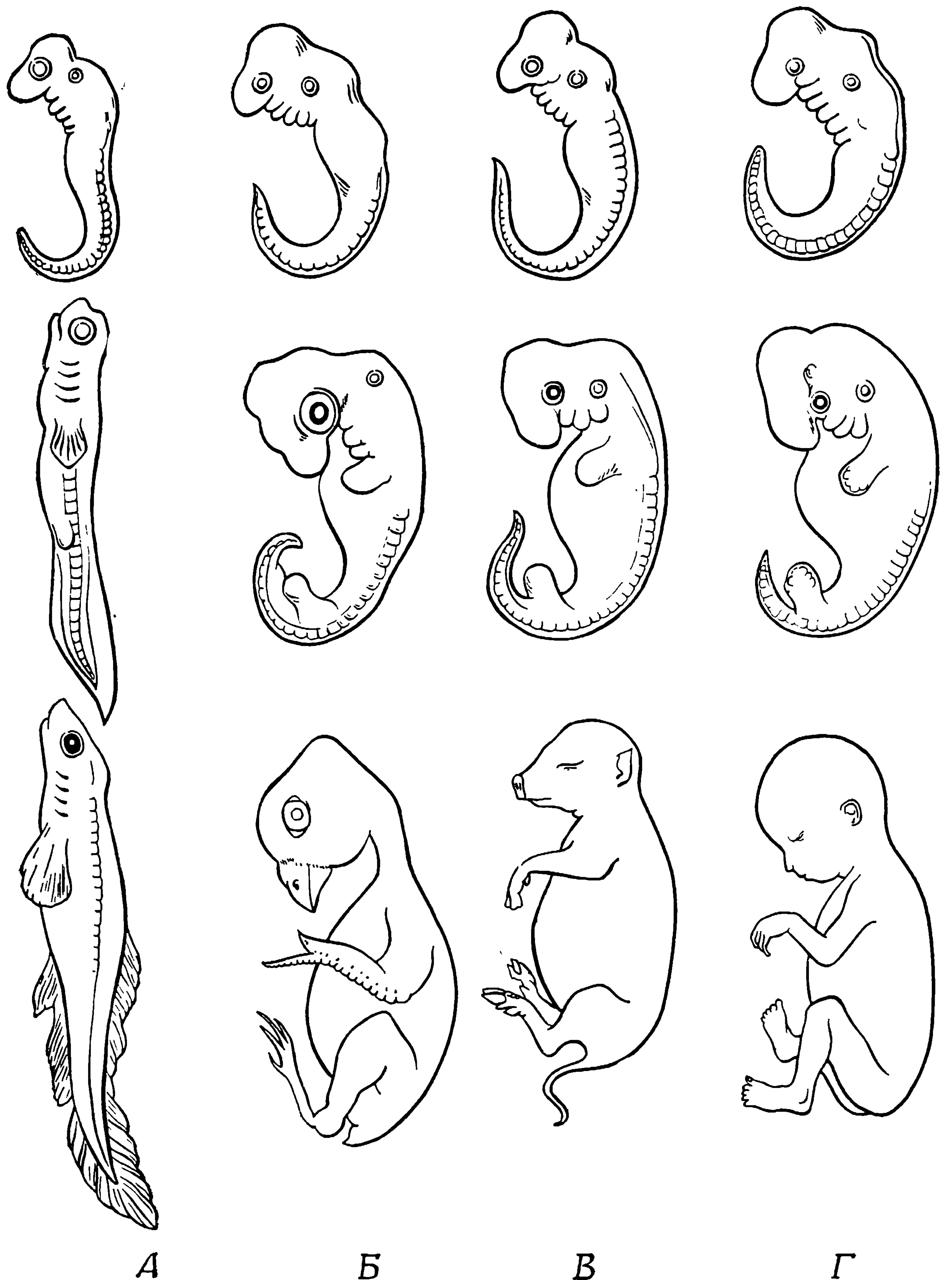
При сравнении различных ферментов разных организмов также выявился ряд сходств и различий, указывающих на определенные родственные взаимоотношения. Для выяснения этих отношений можно использовать скорости реакций лактатдегидрогеназы и некоторых других ферментов, выделенных из разных организмов, с природным коферментом (НАД) и с его аналогами. Для ферментов животных, находящихся, судя по морфологическим и другим данным, в близком родстве между собой, весьма сходны и скорости реакций, тогда как ферменты более далеких друг от друга видов очень сильно различаются в этом отношении.

Анализируя продукты выделения различных видов, можно получить сведения о родственных связях между ними. Характер этих продуктов зависит от наличия тех или иных ферментов, а наличие ферментов определяется генами, отобранными в процессе эволюции. Конечным продуктом обмена пуринов (аденина и гуанина) у человека и других приматов является *мочевая кислота*, у других млекопитающих — *аллантоин*, у земноводных и у большинства рыб — *мочевина*, а у большинства беспозвоночных — *аммиак*. В процессе эволюции позвоночных ясно прослеживается постепенная утрата ферментов, необходимых для ступенчатого распада мочевой кислоты. Дж. Нидхэм сделал интересное наблюдение: оказывается, куриный зародыш на ранних стадиях развития выделяет аммиак, на более поздних — мочевину и, наконец, на последних стадиях — мочевую кислоту. Фермент *уриказа*, катализирующий первый этап распада мочевой кислоты, содержится у куриного зародыша на ранних стадиях его развития, но затем исчезает. Точно так же взрослые лягушки выделяют мочевину, а головастики — аммиак. Это примеры «рекапитуляций» из области биохимии.

Значение эмбриологических данных для изучения эволюции подчеркивал еще Дарвин. Их роль еще больше возросла с тех пор, как в 1866 году Эрнст Геккель сформулировал свой «биогенетический закон»; согласно этому закону, зародыши в процессе развития повторяют в несколько сокращенном виде эволюционный путь, пройденный их предками. Эта мысль,

Рис. 160. Последовательные стадии эмбрионального развития рыбы (А), цыпленка (Б), свиньи (В) и человека (Г).

Обратите внимание на сходство первых стадий развития (верхний ряд) и заметное расхождение на более поздних стадиях.



кратко выражаемая фразой «онтогенез повторяет филогенез», дала толчок эмбриологическим исследованиям и привлекла внимание к общему сходству между эмбриональным развитием и эволюционным процессом. В настоящее время совершенно несомненно, что зародыши высших животных сходны с зародышами низших форм, а не со взрослыми особями высших форм, как полагал Геккель. Ранние стадии развития зародыша удивительно сходны у всех позвоночных, и нелегко отличить зародыш человека от зародыша свиньи, цыпленка, лягушки или рыбы (рис. 160).

Чтобы зародыш мог повторить в течение нескольких дней, недель или месяцев весь свой эволюционный путь, некоторые ступени долж-

ны быть пропущены, а другие — изменены или искажены. Кроме того, зародыши приобретают некоторые новые черты, носящие приспособительный характер и необходимые для выживания. У эмбрионов млекопитающих на ранних стадиях развития немало признаков, общих с признаками зародышей рыб, земноводных и рептилий; однако наряду с этим они обладают рядом признаков, свойственных им одним и служащих приспособлениями к развитию в утробе матери, а не в скорлупе яйца. Эти вторичные признаки могут изменить первоначальные признаки, свойственные всем позвоночным, и затемнить характерное для них общее сходство. Концепцию рекапитуляции следует применять с известной осторожностью, однако она помо-

гает понять такие любопытные и сложные процессы, как развитие системы кровообращения или выделения у позвоночных. Она полезна также (если не принимать ее чересчур буквально) для того, чтобы представить себе общую картину развития. Оплодотворенное яйцо можно сравнить с одноклеточным жгутиковым предком всех живых существ, а стадию бластулы — с колониальным простейшим или шаровидным многоклеточным организмом, от которого, возможно, произошли все Metazoa. Гастроула, согласно Геккелю, сравнима с гастреей — гипотетическим предком кишечнотелостных и всех высших животных; гастрей состояла из двух слоев клеток и центральной полости, сообщавшейся с внешней средой при помощи бластопора.

После стадии гастрюляции развитие идет по одному из двух основных направлений: в первом случае (иглокожие и хордовые) бластопор — отверстие полости гастрюлы — превращается в анальное отверстие или же занимает положение вблизи этого отверстия; во втором случае (кольчатые черви, моллюски, членистоногие и др.) бластопор превращается в ротовое отверстие или же занимает положение вблизи него.

В обоих случаях между эктодермой и энтодермой развивается третий слой клеток — *мезодерма*. У позвоночных и иглокожих мезодерма закладывается, по крайней мере частично, в виде карманов или впячиваний первичной кишки, тогда как у кольчатых червей и других организмов второй группы мезодерма образуется из специальных клеток, дифференцирующихся на ранних стадиях развития.

У зародышей всех хордовых вскоре после появления мезодермы развивается расположенный дорзально полый нервный тяж, а также нотохорд — основа внутреннего скелета — и отверстия в глотке (жаберные щели). Человеческий зародыш на ранних стадиях развития напоминает зародыш рыбы: у него имеются жаберные щели, дуги аорты (кровеносные сосуды, пересекающие жаберные перегородки), сердце с одним предсердием и одним желудочком, как у рыбы, характерная для рыб примитивная почка (пронефрос) и хвост, снабженный всеми мышцами, необходимыми для его движения. На более поздних стадиях развития человеческий зародыш приобретает сходство с зародышем рептилии: жаберные щели зарастают; кости, образующие позвонки, которые прежде были отдельными, как у эмбриона рыбы, сливаются; образуется новая почка — мезонефрос, а пронефрос исчезает; предсердие разделено на две части — правую и левую. Позднее у человеческого зародыша

развиваются характерные для млекопитающих четырехкамерное сердце и метанефрос — совершенно новая почка, нотохорд исчезает и т. д. На седьмом месяце внутриутробного развития плод человека больше похож на детеныша обезьяны, чем на взрослого человека: он весь покрыт волосами и имеет характерное для обезьян соотношение размеров тела и конечностей.

Селекция и разведение домашних животных и культурных растений, проводимые человеком на протяжении последних нескольких тысяч лет, дают нам возможность представить себе, каким образом могли действовать некоторые факторы эволюции. Все современные породы собак происходят от одного или нескольких близких видов дикой собаки или волка, и тем не менее они резко различаются по многим признакам. Сравните, например, размеры чау-чау и сен-бернара или дога, форму головы бульдога и колли, пропорции тела спаниеля, таксы и южнорусской овчарки. Если бы эти породы были найдены в природе, их, несомненно, отнесли бы к разным видам, а возможно, и к разным родам. Однако, поскольку известно, что все собаки произошли от общих предков, и поскольку все они при скрещивании дают плодовитое потомство, их всех рассматривают как разные породы или разновидности одного и того же вида.

Растениеводы, создавшие современные сорта культурных растений, также получили огромное разнообразие имеющихся в настоящее время сортов путем селекции и скрещиваний одной или нескольких исходных форм. Например, дикая капуста является предком не только белокочанной капусты, но и таких не сходных между собой растений, как цветная капуста, кольраби, брюссельская капуста, брокколи и листовая капуста. Установлено, что культурные виды табака представляют собой результат скрещивания двух диких видов, а кукуруза происходит от теосинте (травянистое растение, встречающееся в диком состоянии в Андах и в Мексике). Эксперименты по скрещиванию и наблюдения показывают, что виды не представляют собой, как полагал Линней, неизменные биологические единицы, созданные независимо друг от друга, а являются группами организмов, возникшими из других видов и способными давать начало новым видам. При помощи цитологических методов можно сравнивать число и тонкое строение хромосом близких видов. Изучение инверсий, нехваток, дупликаций и транслокаций в хромосомах дало ценные сведения об эволюционной истории плодовой мушки, дурмана, примулы и многих других растений и животных.

Не все растения и животные распространены во всех частях земного шара; они встречаются даже не во всех тех местах, где они могли бы выжить, если бы единственными факторами, определяющими их распространение, были климат и топография местности. Например, в Центральной Африке живут слоны, гориллы, шимпанзе, львы и антилопы, а в Бразилии, имеющей сходные климатические и другие условия среды, ни одно из этих животных не встречается, но зато обитают цепкохвостые обезьяны, ленивцы и многие другие виды животных. Современное распространение организмов можно понять только на основе эволюционной истории каждого вида.

Географический *ареал* вида — иными словами, та область земного шара, где он встречается, — может занимать всего лишь несколько квадратных километров или же захватывать почти весь земной шар. Как правило, ареалы близких видов не совпадают, но и не находятся слишком далеко друг от друга; они обычно расположены по соседству, но разделены какой-либо преградой, например горной цепью или пустыней. Это обобщение было сформулировано Д. Джорданом и известно под названием *правила Джордана*. Оно вытекает из роли изоляции в процессе видообразования.

Как и следовало ожидать, области, давно отделившиеся от остальных частей суши (такие, как Австралия и Новая Зеландия), обладают своеобразной флорой и фауной. Фауну млекопитающих Австралии образуют однопроходные и сумчатые, которые не встречаются больше нигде. Это объясняется тем, что в мезозое Австралия была изолирована от остальных частей суши и поэтому населяющим ее примитивным млекопитающим не приходилось вступать в конкуренцию с более приспособленными плацентарными млекопитающими, которые вытеснили однопроходных и большинство сумчатых из всех других областей. Примитивные млекопитающие дали начало большому разнообразию форм, которые оказались способными использовать самые разнообразные местообитания.

Сведения относительно распространения животных и растений составляют предмет науки *биогеографии*. Один из основных принципов этой науки заключается в том, что каждый вид животных и растений возникал только однажды. То место, где это произошло, известно под названием *центра происхождения*. Центр происхождения — это не одна точка, а весь тот ареал, который занимала популяция в момент образования нового вида. Из этой «штаб-квартиры» каждый вид расселялся до тех пор, пока

не наткнулся на ту или иную преграду: физическую (например, море или горный хребет), экологическую (неподходящий климат) или биологическую (отсутствие пищи или наличие врагов — хищников или конкурентов за пищу и убежища).

125. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Среди исследователей существуют некоторые расхождения в представлениях о конкретных молекулярных механизмах, лежащих в основе мутаций, о типах мутаций, имеющих значение для эволюции, о степени воздействия на эволюцию отдельных организмов таких факторов, как естественный отбор, изоляция, генетическая рекомбинация, гибридизация и величина размножающейся популяции. Однако по некоторым основным моментам удалось достигнуть согласия. Совершенно ясно, что первичным материалом для эволюции служат изменения в генах и хромосомах, что для зарождения нового вида необходима та или иная изоляция и что естественный отбор обеспечивает сохранение некоторых, но не всех возникающих мутаций. Кроме того, существует пять основных закономерностей эволюции, признаваемых почти всеми учеными:

1. Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро, что выражается в появлении многих новых форм и вымирании многих старых.

2. Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. На одном полюсе находятся плеченогие: некоторые виды их совершенно не изменились по крайней мере за последние 500 млн. лет — раковины ископаемых плеченогих, найденные в древних породах, совершенно идентичны раковинам современных видов. Другой полюс занимает человек: за последние несколько сот тысяч лет появилось и вымерло несколько видов гоминид. Вообще эволюция протекает быстрее при первом появлении нового вида, а затем, по мере стабилизации группы, постепенно замедляется.

3. Новые виды образуются не из самых высоко развитых и специализированных форм, а, напротив, из относительно простых, неспециализированных форм. Так, например, млекопитающие произошли не от крупных специализированных динозавров, а от группы сравнительно мелких неспециализированных рептилий.

4. Эволюция не всегда идет от простого к сложному. Существует много примеров «регрессивной» эволюции, когда сложная форма давала начало более простым. Большинство пара-

зитов произошло от свободноживущих предков, которые имели более сложную организацию, чем современные формы; такие бескрылые птицы, как казуары, произошли от птиц, которые были способны летать; многие бескрылые насекомые произошли от крылатых; безногие змеи — от рептилий, имевших конечности; киты, не имеющие задних конечностей, — от четвероногих млекопитающих. Все это связано со случайным характером мутаций и с тем, что они не обязательно вызывают изменения от

простого к сложному и от несовершенного к совершенному. Если какому-либо виду выгодно иметь более простое строение или вовсе лишиться какого-либо органа, то любые мутации, происходящие в этом направлении, будут накапливаться естественным отбором.

5. Эволюция затрагивает популяции, а не отдельные особи и происходит в результате процессов мутирования, дифференциального воспроизведения, естественного отбора и дрейфа генов.

РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

ГЛАВА XI

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Переходя от клеточного и молекулярного аспектов биологии к изучению целостных организмов, мы рассмотрим некоторые из множества существующих растений и животных и различного рода связи и взаимоотношения между ними. На первый взгляд каждое растение и животное значительно отличается от всех прочих; каждое идет, казалось бы, своим путем и эволюционирует со своей особой скоростью. Однако на самом деле все организмы, как растительные, так и животные, имеют одни и те же основные жизненные потребности и сталкиваются с одними и теми же проблемами: добывание пищи как источника энергии, завоевание жизненного пространства, выживание и размножение.

В процессе эволюции разные растения и животные решали эти проблемы различными способами. В результате возникло огромное множество различных форм, каждая из которых по-своему приспособлена к жизни в тех или иных определенных условиях внешней среды. Каждая форма приспособилась не только к физическим условиям среды — приобрела устойчивость к колебаниям (в известных пределах) влажности, ветра, освещения, температуры, силы тяжести и т. п., но также и к биотическому окружению — ко всем растениям и животным,

обитающим в той же зоне. Изучением взаимоотношений между живыми существами и окружающими их условиями, физическими и биотическими, занимается *экология*. В последние годы широкие круги общества начали осознавать, сколь грозные проблемы возникли перед человечеством в результате его невежества и пренебрежения основными законами экологии. Мы озабочены все возрастающим загрязнением воздуха и воды, и это позволяет надеяться, что в конце концов будут предприняты шаги для смягчения этих проблем и предотвращения их возникновения в будущем. Однако это лишь одна сторона наших современных экологических трудностей, которые имеют значительно более широкую основу. Надо наконец научиться регулировать численность населения и не допускать таких изменений физической и биотической среды, которые угрожали бы продолжению существования рода человеческого, а также других 1 700 000 форм растений и животных.

Живые организмы связаны друг с другом не только родственными взаимоотношениями, т. е. своим происхождением в процессе эволюции (см. гл. X), но и экологически. Данный организм может служить пищей какому-либо другому виду или предоставлять ему убежище, а может выделять вещества, вредные для другого

вида, или конкурировать с ним за пищу и жизненное пространство. Для детального изучения экологии необходимо знать строение и функции огромного множества растений и животных. В последней части этой книги, после рассмотрения некоторых сторон физиологии растений и животных, а также различных типов растений и животных, мы вернемся к обсуждению экологии как одной из наиболее важных обобщающих концепций биологии.

126. РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ, ЖИВОТНЫМИ И ПРОСТЕЙШИМИ

Единицей классификации для организмов всех типов служит *вид* (*species*). Вид можно определить как популяцию сходных особей, обладающих одинаковыми строением и функциями, скрещивающихся в природе только между собой и имеющих общее происхождение. По таксономической иерархии виды группируются в следующую, более высокую единицу — *род* (*genus*), роды объединяются в *семейство*, семейства — в *отряды* (у животных) или *порядки* (у растений), отряды — в *классы* (*classis*), а классы — в *типы* (*phylum*). Представители разных типов резко отличаются друг от друга по ряду важных признаков.

Со времен Аристотеля биологи делят мир живых существ на два царства — растений и животных. Растения — это деревья, кустарники, цветы, травы; животные — это кошки, собаки, птицы, лягушки, рыбы. Такие формы, как папоротники, мхи, грибы, спирогира, также относятся к растениям, хотя и отличаются по внешнему виду от перечисленных выше растений, тогда как насекомые, раки, моллюски и черви — безусловно животные. Но, если вы испытали когда-нибудь удовольствие взобраться на скалистый морской берег и наблюдать за организмами, обитающими на скалах или в полосе прилива и отлива, вы, несомненно, встречали существа, принадлежность которых к растениям или животным нелегко установить. Это разграничение особенно трудно провести в отношении многих одноклеточных организмов, которых можно увидеть только под микроскопом.

У растений и животных много общего, однако между ними имеется ряд явных и скрытых различий. Как растительные, так и животные организмы состоят из клеток, которые служат их основными структурными и функциональными единицами. В растительных и животных клетках протекает много сходных метаболических процессов и ферментативных реакций. Общая схема строения растительных и животных клеток одинакова: те и другие содержат ядро, в

котором находятся хромосомы, и цитоплазму с различными органеллами — митохондриями, рибосомами, комплексом Гольджи и т. п.

Одно из главных различий между растительной и животной клеткой состоит в том, что растительная клетка ограничена снаружи твердой целлюлозной *клеточной стенкой*, несущей опорные функции. В отличие от клеток растений клетки животных лишены такой наружной стенки и поэтому могут изменять свою форму. Однако у некоторых растений нет целлюлозных клеточных стенок, а у представителей одной группы животных — низших хордовых, так называемых оболочников (*Tunicata*) — клетки окружены целлюлозными стенками.

Другое различие состоит в том, что рост растений обычно неограничен. Многолетние растения могут расти в течение неопределенно долгого времени, так как некоторые их клетки сохраняют способность к активному росту. Многие тропические растения растут на протяжении всех времен года; растения умеренной полосы растут преимущественно весной и летом. В отличие от этого у большинства животных рост происходит в течение известного периода; за это время тело достигает некоторых определенных размеров, после чего дальнейший рост прекращается. Однако и из этого правила есть исключения — такие животные, как аллигаторы, черепахи и некоторые ракообразные продолжают расти в течение очень длительного, хотя и не бесконечного периода времени.

Далее, животные, как правило, подвижны, тогда как большинство растений прикреплено к одному месту; они получают воду и соли из почвы через корни и улавливают солнечную энергию обширной поверхностью своих листьев. Однако имеются исключения и по этим различиям.

Одно из наиболее важных различий между животными и растениями состоит в способе питания. Животные большей частью перемещаются с места на место и употребляют в пищу окружающие их организмы. Неподвижные же растения сами вырабатывают необходимые им питательные вещества. Растения содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, благодаря которому они способны осуществлять фотосинтез (см. гл. IV). Поглощенная растениями световая энергия используется для разложения молекул воды; образующиеся при этом продукты служат для восстановления углекислоты до углеводов. Исключениями являются грибы и бактерии, лишённые хлорофилла. Среди высших растений имеются виды или генетические линии, которые утратили способность к синтезу хлорофилла и поэтому лишены зеленой окраски. Поскольку

такие растения не способны к фотосинтезу, они должны, подобно животным, получать питательные вещества от других организмов.

Типичные циклы размножения растений и животных совершенно различны, однако имеется достаточное число отклонений от них, не позволяющих считать абсолютным критерием и этот признак. Таким образом, не существует ни одного универсального критерия для разграничения животных и растений.

Нетрудно установить принадлежность к миру животных осы, червей, кита, мидии, макрели, обезьяны, пчелы, кабана или буйвола, а к миру растений — мхов, клена, омелы, сосны, пальмы и петунии. Несколько более сложные случаи представляют губки, актинии и кораллы, но в конце концов их определенно можно считать животными. Наибольшие трудности возникают при рассмотрении некоторых мелких, главным образом одноклеточных форм жизни, которые не похожи ни на типичных животных, ни на растения. Некоторые одноклеточные, например *жгутиковые*, обладают интересной смесью свойств животных и растений. Они содержат хлорофилл и способны к фотосинтезу. Однако по другим особенностям они напоминают животных; например, у них имеется длинный *жгутик*, обеспечивающий им возможность активно плавать. Особенно сложно классифицировать бактерии и сине-зеленые водоросли, которые значительно отличаются как от растений, так и от животных.

Около 100 лет назад Э. Геккель предложил выделить третье царство — Protista, — включив в него все одноклеточные организмы, которые во многих отношениях занимают промежуточное положение между растениями и животными. Однако эта идея не получила всеобщего признания, так как она усложняла, а не упрощала классификацию. Некоторые протисты имеют явное сходство с растениями. Другие определенно похожи на животных; третьи обладают промежуточными свойствами, четвертые резко отличаются как от растений, так и от животных. Разные биологи относят к Protista разные организмы. Некоторые таксономисты включают в это царство только одноклеточные формы, другие относят к Protista, помимо одноклеточных, грибы и многоклеточные водоросли, а также бактерии и сине-зеленые водоросли. Поскольку введение термина Protista скорее породило новые таксономические проблемы, чем позволило разрешить старые, представление о наличии третьего царства живых существ не получило широкого распространения.

Другие биологи предложили выделить четвертое царство — Monera, поместив в него бак-

терии и сине-зеленые водоросли. Эти организмы имеют много общих черт; например, и те и другие лишены ядерных мембран. Важно понять, что при этом мы решаем вопрос вовсе не о том, что представляют собой эти организмы, а лишь о том, как их следует называть. В сущности едва ли можно считать целесообразными попытки отнести названные одноклеточные организмы к растениям или к животным.

Наши представления об эволюционных связях между основными типами растений и животных довольно расплывчаты, поскольку соответствующие эволюционные события происходили очень давно, а ископаемые остатки ранних форм почти отсутствуют. Так, остаются неизвестными эволюционные связи вирусов и бактерий с другими организмами; мало данных о взаимоотношениях между основными представителями водорослей и грибов; неясны отношения между некоторыми типами простейших и многоклеточными организмами.

127. СПОСОБЫ ПИТАНИЯ

Организмы, синтезирующие необходимые для них питательные вещества, называются *автотрофными* («самопитающимися»). Автотрофам для их существования достаточно наличия воды, двуокиси углерода, неорганических солей и подходящего источника энергии. Зеленые растения и пурпурные бактерии являются *фотосинтезирующими автотрофами*: они получают энергию, необходимую для синтеза органических молекул, от солнечного света. Некоторые бактерии являются *хемосинтезирующими автотрофами*; они получают энергию за счет окисления неорганических соединений, например аммиака или сероводорода. Эти бактерии содержат специальные ферментные системы, катализирующие окисление названных соединений и сопрягающие окисление с образованием богатых энергией фосфатов. Например, нитритные бактерии (*Nitrosomonas*) окисляют аммиак до нитритов; *Nitrobacter* и другие нитратные бактерии окисляют нитриты до нитратов. Железные бактерии окисляют закисное железо до окисного. Некоторые другие бактерии окисляют сероводород до сульфатов. Энергия, полученная при этих процессах окисления, превращается в биологически доступную энергию АТФ, которая может быть использована для синтеза любых органических веществ, необходимых для поддержания жизни и роста. Нитритные и нитратные бактерии, встречающиеся в огромных количествах, играют также важную роль в круговороте азота: в результате их жизнедеятельности аммиак

превращается в легко доступные для зеленых растений нитраты.

Пурпурные бактерии содержат пигменты, которые могут использовать солнечную энергию для фиксации двуокиси углерода в виде углеводов. Однако у них эта реакция не приводит к образованию молекулярного кислорода и источником водорода служит не вода, как при фотосинтезе у зеленых растений, а сероводород, молекулярный водород или некоторые органические соединения, например янтарная кислота.

В отличие от автотрофов гетеротрофные организмы неспособны синтезировать питательные вещества из неорганических соединений. *Гетеротрофы* вынуждены поэтому либо жить за счет автотрофов, либо питаться разлагающимися остатками. К гетеротрофам относятся все животные, грибы и большинство бактерий.

Существуют различные типы гетеротрофного питания. Гетеротрофы могут поедать целые организмы или отдельные их части, а затем переваривать эту пищу и наконец всасывать в ходе процесса, называемого *голозойным питанием*. Голозойные организмы вынуждены постоянно отыскивать, ловить и поедать другие организмы. Лягушки ловят и поедают мух, кошки поедают птиц, соколы поедают мышей. У голозойных животных в процессе эволюции развились разнообразные чувствительные, нервные и мышечные структуры, помогающие им находить и ловить пищу. Превращение этой пищи в низкомолекулярные соединения, которые могут быть усвоены, происходит при помощи пищеварительной системы. Насекомоядные растения, такие, как венерина мухоловка, росянка и саррацения, помимо способности к фотосинтезу, обладают способностью улавливать и переваривать насекомых и других мелких животных. От этих организмов растения получают аминокислоты и другие соединения азота, которые ускоряют их рост.

Травоядные животные питаются зелеными растениями и получают из содержимого растительных клеток богатые энергией соединения, которые растения синтезируют, используя энергию солнечного света. Другие голозойные животные — *плотоядные* (мясоеды) — поедают других животных, питающихся растениями. Многие животные всеядны — они могут питаться как растениями, так и животными. Но в конечном итоге все гетеротрофные организмы получают богатые энергией питательные вещества от автотрофных организмов — зеленых растений, которые используют для синтеза этих соединений солнечную энергию.

Дрожжи, плесневые грибы и большинство бактерий не могут заглатывать твердую пищу; они поглощают необходимые им органические вещества непосредственно через клеточные стенки. Такой тип гетеротрофного питания называется *сапрофитным*. Сапрофиты могут расти только в таких местах, где имеются разлагающиеся организмы, животные или растительные, или же скопления продуктов жизнедеятельности растений и животных.

Дрожжи — типичные сапрофитные растения. Они нуждаются лишь в неорганических солях, кислороде и определенном типе сахара. Последний служит источником энергии и исходным продуктом для образования всех других необходимых для жизни веществ — белков, жиров, нуклеиновых кислот, витаминов и т. п. При достаточном доступе кислорода дрожжи получают энергию в результате полного окисления глюкозы до двуокиси углерода и воды через цикл превращения органических кислот с образованием лимонной кислоты. При недостатке кислорода дрожжи сбраживают глюкозу с образованием спирта и двуокиси углерода. Превращение глюкозы в пировиноградную кислоту в ходе гликолиза и дальнейшее превращение пировиноградной кислоты в спирт и двуокись углерода дает всего около $1/2$ энергии, получаемой при полном окислении глюкозы; поэтому в отсутствие кислорода дрожжи растут очень медленно.

Дрожжи используются для производства всех спиртных напитков, а также технического этилового спирта, используемого во многих производственных процессах в качестве растворителя или сырья, например, для получения пластмасс и синтетического каучука. Дрожжи весьма устойчивы к токсическому действию спирта и продолжают образовывать его до тех пор, пока его концентрация не достигнет 12%, после чего их жизнедеятельность подавляется. Для получения более крепких спиртных напитков (например, коньяка или виски) вино или сусло подвергают перегонке.

При добавлении к тесту дрожжи сбраживают некоторые сахара, превращая их в спирт и двуокись углерода. Большая часть спирта в процессе хлебопечения испаряется, тогда как пузырьки CO_2 заставляют тесто подниматься, благодаря чему хлеб получается пышным и пористым.

Для некоторых сапрофитов источником энергии, помимо сахаров, могут служить другие органические соединения. Например, хлебная плесень (*Neurospora*) развивается только на средах, содержащих, помимо солей и сахара, витамин биотин.

Третий тип гетеротрофного питания, встречающийся как у растений, так и у животных, это *паразитизм*. Паразит живет внутри или на поверхности организма растения или животного, называемого *хозяином*, и питается за счет последнего. Почти каждый живой организм служит хозяином для одного или большего числа паразитов. Некоторые растения, например омела, питаются частично как паразиты, частично как автотрофы; они содержат хлорофилл и поэтому способны синтезировать некоторые питательные вещества, но ряд других питательных веществ они получают от других растений, вставая в их стебли своими корнями. Паразиты питаются, либо заглатывая и переваривая твердые частицы, либо всасывая органические вещества через клеточные стенки из соков или тканей организма-хозяина. Одни паразиты почти безвредны или совершенно безвредны для хозяина, который иногда даже не замечает их присутствия. Другие вызывают у хозяина определенные заболевания, разрушая его клетки или выделяя токсичные продукты, которые вмешиваются в процессы его обмена веществ. К *патогенным* (болезнетворным) паразитам человека и животных относятся вирусы, бактерии, грибы, простейшие и ряд червей. Большинство болезней растений вызывается паразитическими грибами, некоторые другие — вирусами, червями или насекомыми.

Паразитично, что обычно распространение данного паразита ограничивается одним или несколькими видами хозяев. Например, большая часть организмов, паразитирующих у человека, не поражает животных или встречается только у животных, наиболее родственных человеку, например у обезьян. Другие паразиты человека имеют весьма разнообразных хозяев и поражают весьма различные виды млекопитающих или птиц. Такие сапрофиты, как дрожжи или хлебная плесень, легко культивируются в лабораторных условиях; для их роста необходимы только минеральные соли, глюкоза и, может быть, один или два витамина. К тому же они способны развиваться при довольно значительных колебаниях температуры. В отличие от них паразитические бактерии развиваются обычно только при температурах, близких к температуре тела хозяина, и на сложных средах, содержащих сахара, аминокислоты и витамины. Некоторые же бактерии растут только при наличии в среде крови, экстрактов из печени или из дрожжей, содержащих один или более неизвестных факторов роста. Наконец, определенные паразиты, например риккетсии и вирусы, можно выращивать только в

присутствии живых клеток. Например, вирус полиомиелита может расти в культуре клеток человека или в почке макака-резуса.

128. ЭКОСИСТЕМЫ

По мере того как мы знакомимся с особенностями и образом жизни каждого вида, становится ясно, что они отнюдь не независимы от других живых существ; напротив, они представляют собой взаимодействующие и взаимозависимые части более крупных единиц. Под термином *экосистема* экологи понимают естественную единицу, состоящую из ряда живых и неживых элементов; в результате взаимодействия этих элементов создается стабильная система, между живыми и неживыми компонентами которой постоянно происходит круговорот веществ. Экосистемы могут быть крупными (озеро, лесной массив) или небольшими (аквариум с тропическими рыбами, зелеными растениями и моллюсками). Экосистемой следует считать лишь такие системы, которые обладают стабильностью и в которых происходит круговорот веществ.

Классическим примером экосистемы, достаточно компактной и потому удобной для исследования, служит небольшое озеро или пруд (рис. 161). К неживым компонентам этой системы относятся: вода, растворенные в ней газы (кислород и двуокись углерода), неорганические соли, например фосфаты и хлориды натрия, калия и кальция, а также множество органических соединений. Живые компоненты могут быть подразделены на производителей, потребителей и разрушителей в зависимости от характера их участия в поддержании экосистемы как стабильного, взаимосвязанного целого. Организмы-*производители* (или *продуценты*) — зеленые растения, создающие органические соединения из простых неорганических веществ. Типичное маленькое озеро характеризуется продуцентами двух типов — это крупные растения, растущие вдоль берега или плавающие в мелкой воде, и микроскопические плавучие растения, преимущественно водоросли, распространенные во всей толще воды до той глубины, на которую проникает свет. Эти мельчайшие растения, составляющие *фитопланктон*, становятся заметны только при скоплении их в больших количествах — они придают воде зеленоватый оттенок. Обычно в озерах фитопланктон — более важный производитель, чем крупные растения.

Организмы-*потребители* являются гетеротрофами; в экосистеме озера это насекомые, их личинки, ракообразные, рыбы и, по-види-

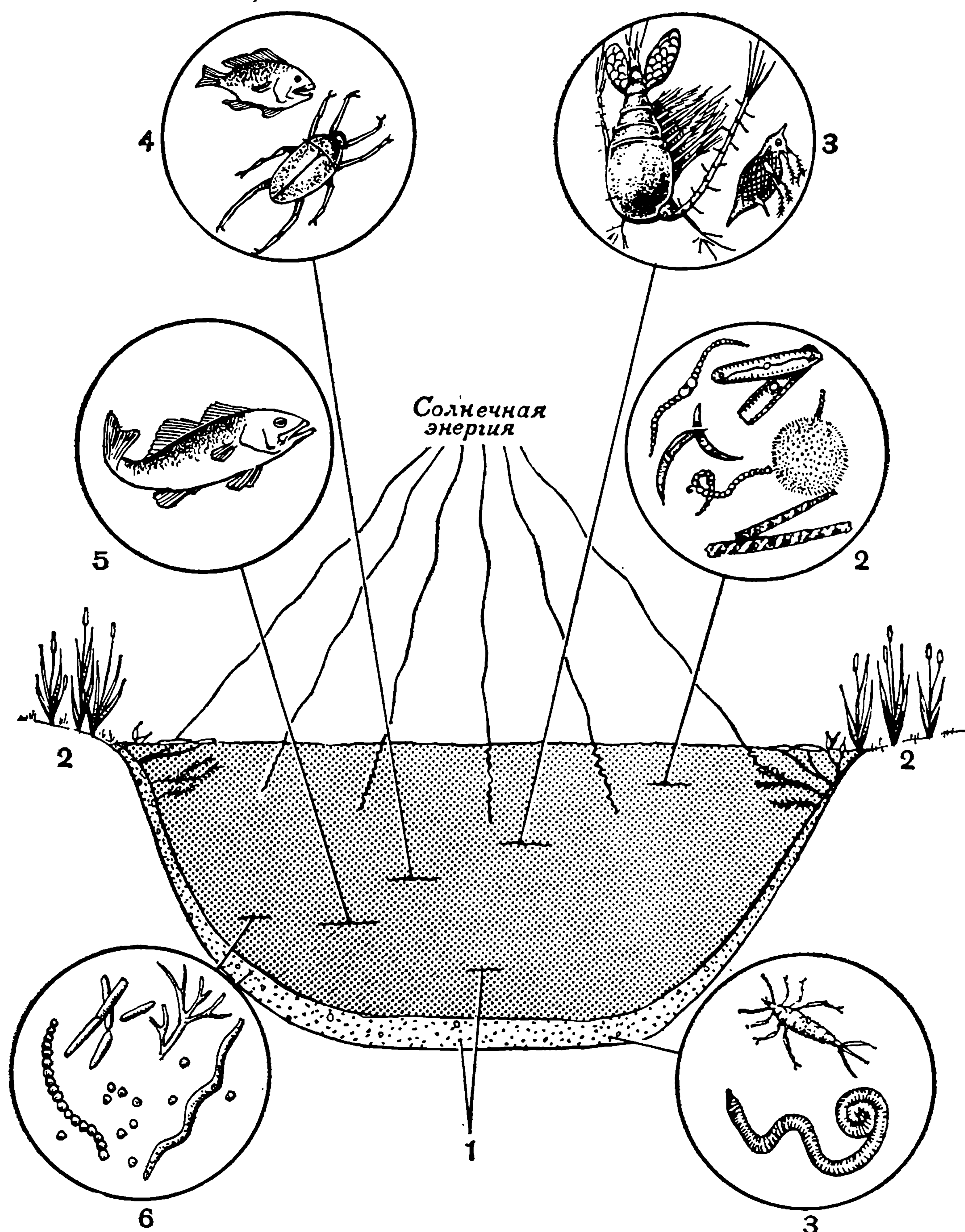


Рис. 161. Небольшой пресноводный пруд как пример экосистемы.

1 — основные минеральные и органические соединения; 2 — растения, имеющие корни, и фитопланктон — производители; 3 — зоопланктон и донные формы (травоядные) — первичные потребители; 4 — плотоядные — вторичные потребители; 5 — вторичные плотоядные — третичные потребители; 6 — бактерии и грибы — разрушители.

тому, некоторые моллюски. Первичные потребители — травоядные, питающиеся растениями, а вторичные потребители — плотоядные, питающиеся первичными потребителями, и т. д.

Наконец, имеются организмы-разрушители — бактерии и грибы, разлагающие органические соединения клеток мертвых производителей и потребителей либо до низкомолекулярных органических веществ, которые они сами могут использовать, выступая в качестве сапрофитов, либо до неорганических соединений, которые могут быть использованы зелеными растениями. Даже самые большие и сложные экосистемы состоят из тех же основных типов организмов, т. е. из производителей,

потребителей и разрушителей, в сочетании с различными неживыми компонентами.

129. МЕСТООБИТАНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

При описании экологических связей организмов важно знать, где живет организм и какова его роль в качестве одной из составных частей той экосистемы, в которую он входит. Важнейшее значение в экологии имеют поэтому представления о местообитании и экологической нише. *Местообитанием* организма называется место, где он живет, — некоторый конкретный участок поверхности земли, почвы, водоема

или воздушного пространства. Местообитание может быть очень большим — океан или прерия — или совсем маленьким — нижняя поверхность гнилого бревна или кишечник термита, но во всех случаях это определенная, физически ограниченная зона. В каждом данном местообитании могут жить различные животные и растения.

Экологическая ниша характеризует положение данного организма в сообществе или экосистеме. Она определяется морфологической приспособленностью организма, его физиологическими реакциями и поведением. Местообитание — это, так сказать, «адрес» организма, а экологическая ниша — его «профессия». Экологическая ниша — абстрактное понятие, объединяющее все физические, химические, физиологические и биотические факторы, необходимые организму для жизни. Для того чтобы описать экологическую нишу организма, нужно знать, чем он питается, кому он служит пищей, его способность к передвижению и его воздействие на другие организмы и на неживые элементы внешней среды.

В мелководье у берегов озер встречаются различные водяные клопы, имеющие одно и то же местообитание. Вместе с тем одни из них, например гладыш (*Notonecta*), — хищники, которые ловят и поедают других животных, почти равных им по размерам; другие же, например *Corixa*, питаются мертвыми и разлагающимися организмами. Каждый из этих организмов играет различную роль в общем биологическом хозяйстве озера, и, следовательно, каждому из них присуща особая экологическая ниша.

Один и тот же вид может характеризоваться различными экологическими нишами в разных районах, что зависит от количества доступной пищи и числа конкурентов. Некоторые организмы, например животные, онтогенез которых четко разделен на ряд разных этапов, занимают последовательно различные экологические ниши. Так, головастик — это первичный потребитель, питающийся растениями, а взрослая лягушка — вторичный потребитель, питающийся насекомыми и другими животными. Напротив, молодая черепаха является вторичным потребителем и поедает улиток, червей и насекомых, тогда как взрослая черепаха — первичный потребитель и питается зелеными растениями (например, валлиснерией).

130. КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ

Общее количество протоплазмы всех живых существ, населявших Землю на протяжении примерно 1,5 миллиарда лет со времени появ-

ления на ней жизни, во много раз превышает массу углерода и азота на всей планете. Согласно закону сохранения материи, материя в течение этого периода не могла возникать заново или исчезать; очевидно, на протяжении всего этого времени атомы углерода и азота использовались многократно для образования все новых поколений растений и животных. Все элементы — углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера и другие — поглощаются организмами из окружающей среды, входят в состав их протоплазмы и наконец, иногда весьма окольным путем, через ряд других организмов, возвращаются в окружающую среду, чтобы использоваться повторно.

В атмосфере над каждым гектаром поверхности почвы содержится около 2,5 т углерода (в форме двуокиси углерода). Вместе с тем ежегодно на 1 га посевов, например сахарного тростника, извлекается из атмосферы и включается в ткани растений до 8 т углерода. Если бы не происходило возобновления запасов углерода, зеленые растения за несколько сот лет израсходовали бы весь атмосферный углерод. Двуокись углерода фиксируется также, хотя и в меньшей степени, бактериями и животными. В результате декарбонирования, являющегося частью клеточного дыхания, углекислота возвращается в воздух. Растительные клетки дышат постоянно. Ткани зеленого растения поедаются животными, которые в результате клеточного дыхания возвращают в воздух еще большие количества углекислоты. Однако одного лишь процесса дыхания было бы недостаточно для выделения в воздух такого количества углекислоты, которое бы компенсировало ее расходование в процессе фотосинтеза; колоссальные массы углерода накапливались бы в телах мертвых растений и животных. Сведение баланса углерода обеспечивается деятельностью бактерий и грибов, которые осуществляют гниение и брожение, расщепляя соединения углерода, содержащиеся в мертвых растениях и животных, и переводя углерод в двуокись углерода (рис. 162).

Если растения в течение длительного времени находятся под большим давлением под водой, они претерпевают ряд химических изменений, в результате чего образуется сначала *торф*, затем бурый уголь, или *лигнит*, и, наконец, *каменный уголь*. За такие же длительные периоды времени некоторые морские растения и животные могут превращаться в *нефть*. Эти процессы временно изымают часть углерода из круговорота, но в конце концов в результате либо геологических событий, либо разработки недр и бурения каменный уголь и нефть

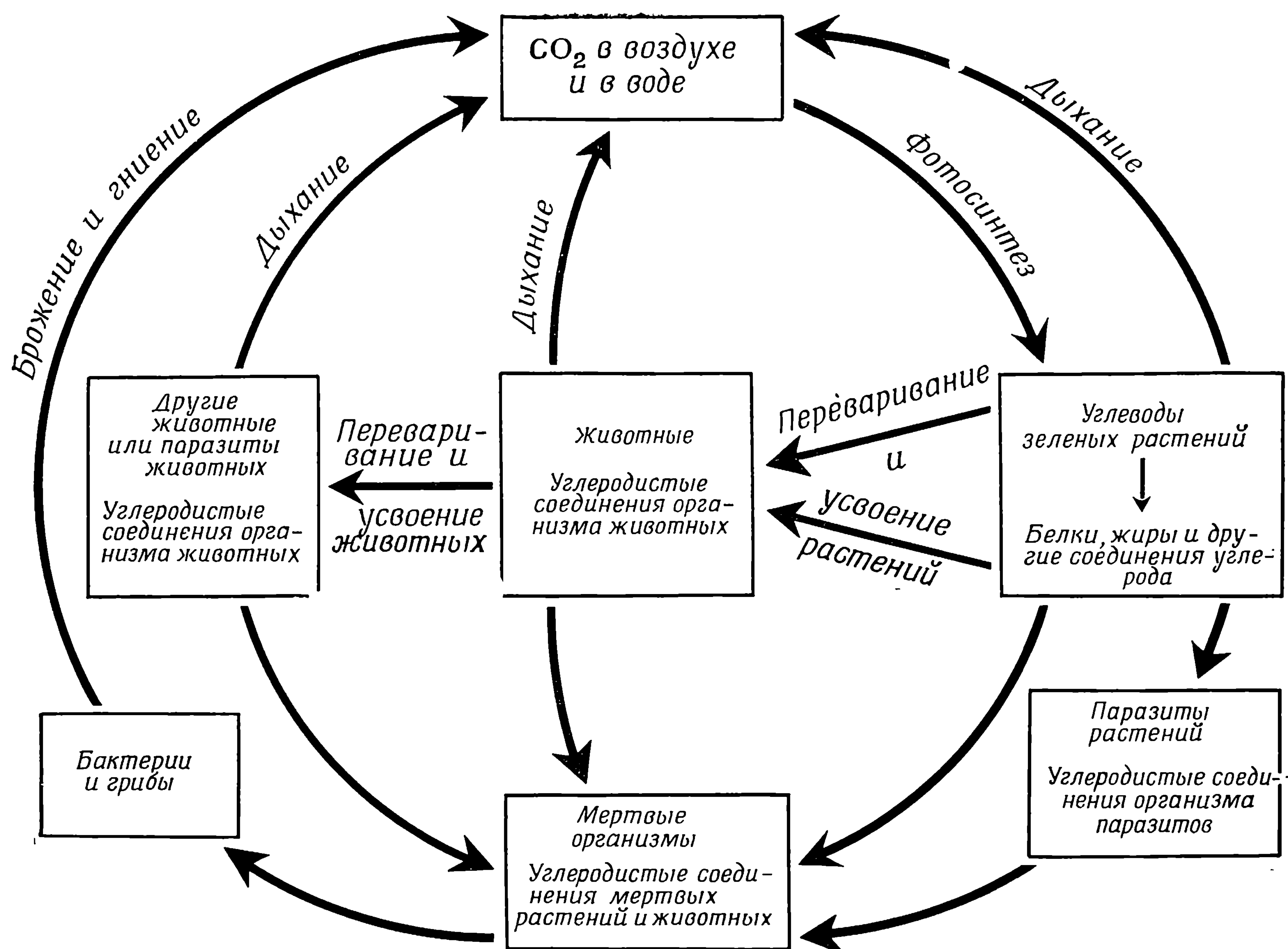


Рис. 162.
Круговорот углерода
в природе.

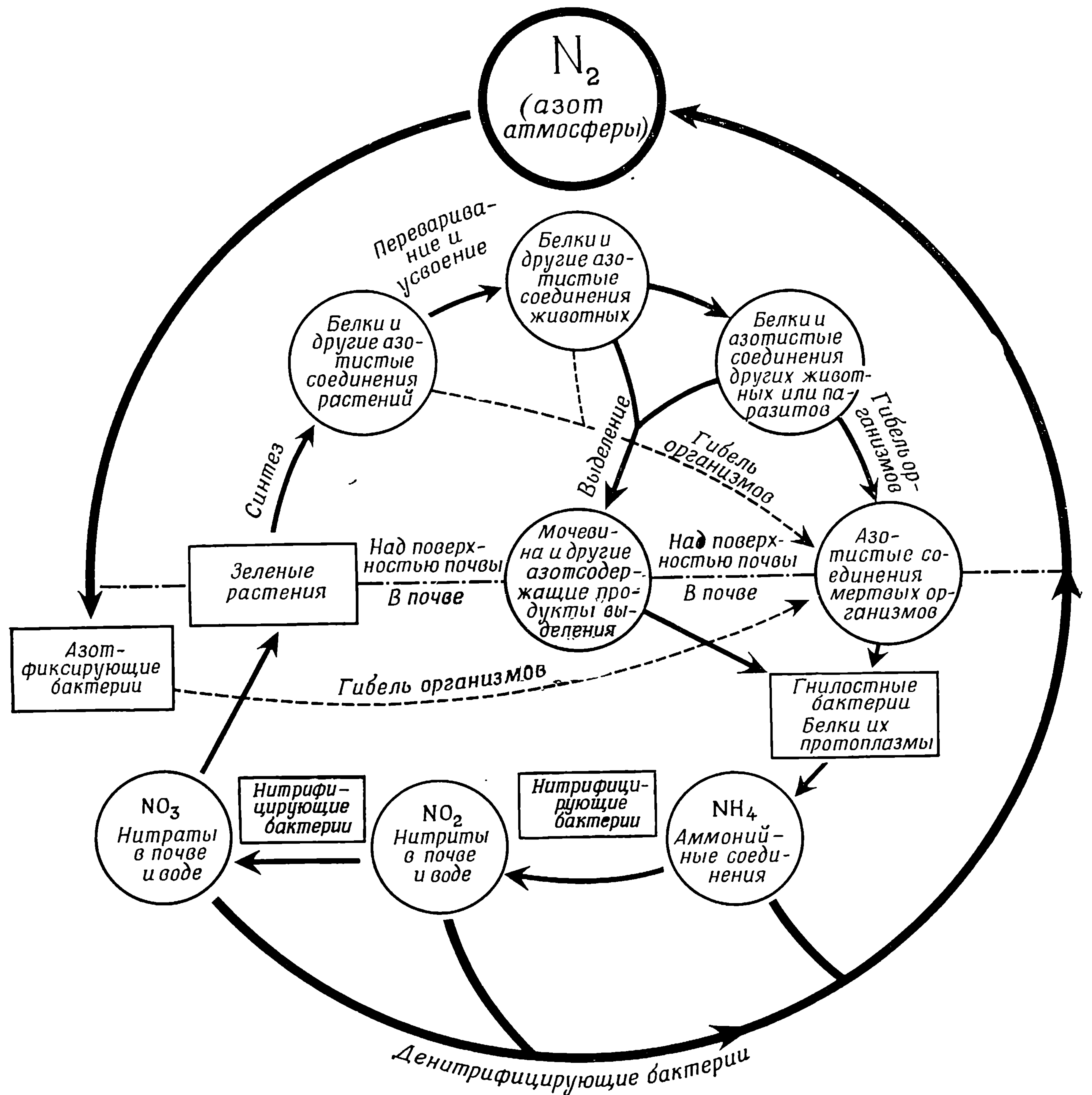
выносятся на поверхность, где их сжигают; при этом образуется CO_2 ; таким образом углерод возвращается в круговорот. Большая часть углерода на земле связана в горных породах в виде карбонатов, например известняка и мрамора. Горные породы постепенно разрушаются, и карбонаты со временем включаются в круговорот углерода. Однако на морском дне из отложений, образованных мертвыми животными и растениями, формируются другие породы, так что общие запасы углерода на Земле остаются примерно постоянными.

Источником азота для синтеза растениями аминокислот и белков служат нитраты почвы и воды. Растения поедаются животными, которые в свою очередь используют аминокислоты растительных белков для синтеза своих собственных аминокислот, белков, нуклеиновых кислот и других соединений азота. Когда животные и растения умирают, гнилостные бактерии разрушают эти соединения; при этом

содержащийся в них азот выделяется в виде аммиака (рис. 163). Животные выделяют разного рода азотсодержащие продукты — мочевины, мочевую кислоту, креатинин и аммиак; гнилостные бактерии разрушают мочевую кислоту и мочевины также до аммиака. Аммиак превращается нитритными бактериями в нитриты, а последние превращаются нитратными бактериями в нитраты. Денитрифицирующие бактерии превращают часть аммиака в атмосферный азот. Некоторые водоросли и почвенные бактерии способны поглощать атмосферный азот и превращать его в органические соединения азота, например аминокислоты.

Другие бактерии рода *Rhizobium* сами по себе неспособны фиксировать азот атмосферы, но осуществляют этот процесс совместно с клетками корней бобовых, например гороха и фасоли. Бактерии заражают корни и вызывают образование корневых клубеньков — своеобразных безвредных опухолей (рис. 164). Таким

Рис. 163.
Круговорот азота
в природе.



образом, в сочетании друг с другом клетки бобовых и бактериальные клетки способны фиксировать азот (ни один из этих организмов сам по себе не обладает этой способностью). Поэтому бобовые часто выращивают для восстановления плодородия почвы, после того как в течение одного или многих лет на этом же участке возделывались другие растения. Так, клубеньковые бактерии могут фиксировать до 150 кг азота на 1 га в год, а почвенные бактерии — до 18 кг на 1 га в год.

Фиксация атмосферного азота может происходить также под действием электрической энергии — молнии или искусственного электрического разряда. Хотя среди входящих в состав атмосферы газов 78% приходится на долю азота, ни животные, ни растения, за исключением немногих упомянутых выше форм, не могут использовать его в молекулярной форме. Когда азотфиксирующие бактерии разлагаются, аминокислоты превращаются в ам-

миак, и из последнего под действием нитритных и нитратных бактерий образуются нитраты.

Подобным же образом можно проследить круговорот в природе фосфора и других элементов. Животные и растения получают неорганические фосфаты и превращают их в различные органические соединения фосфора, играющие роль промежуточных продуктов в обмене углеводов, нуклеиновых кислот и жиров. Отложение на дне моря фосфатов (источником которых служат мертвые тела растений и животных, а также других органических отбросов) происходит быстрее, чем их возврат на сушу, происходящий при участии рыб и морских птиц. Морские птицы играют важную роль в круговороте фосфора, оставляя на суше отложения богатого фосфатами *гуано*. Человек и другие животные, употребляя в пищу рыбу, также возвращают некоторое количество фосфора из моря. В результате тектонических движений в некоторых местах морское дно



Рис. 164. Корни растения сои с корневыми клубеньками, образованными азотфиксирующими бактериями.

поднялось и возникли новые горы; таким образом, минералы морского дна стали доступны для повторного использования.

131. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВИДАМИ

Представители двух разных видов животных или растений могут вступать в различного рода взаимоотношения. Если популяции являются антагонистами в борьбе за пищу, местообитания и другие необходимые для жизни факторы, то их взаимоотношения называют *конкуренцией*. Если одна популяция не испытывает влияния другой, т. е. между ними нет взаимодействия, то ситуация именуется *нейтрализмом*. Если присутствие одной популяции благоприятно для другой, но не является необходимым для ее существования, то их взаимоотношения определяются как *протокооперация*. Если же присутствие одной популяции не только благоприятно, но и необходимо для существования другой и наоборот, то их взаимоотношения называют *мутуализмом*. Термин *комменсализм* применяют в тех случаях, когда совместное существование выгодно для одного вида и безразлично для другого. При *аменисализме* один вид угнетает другой, но сам не испытывает его влияния. Наконец, взаимо-

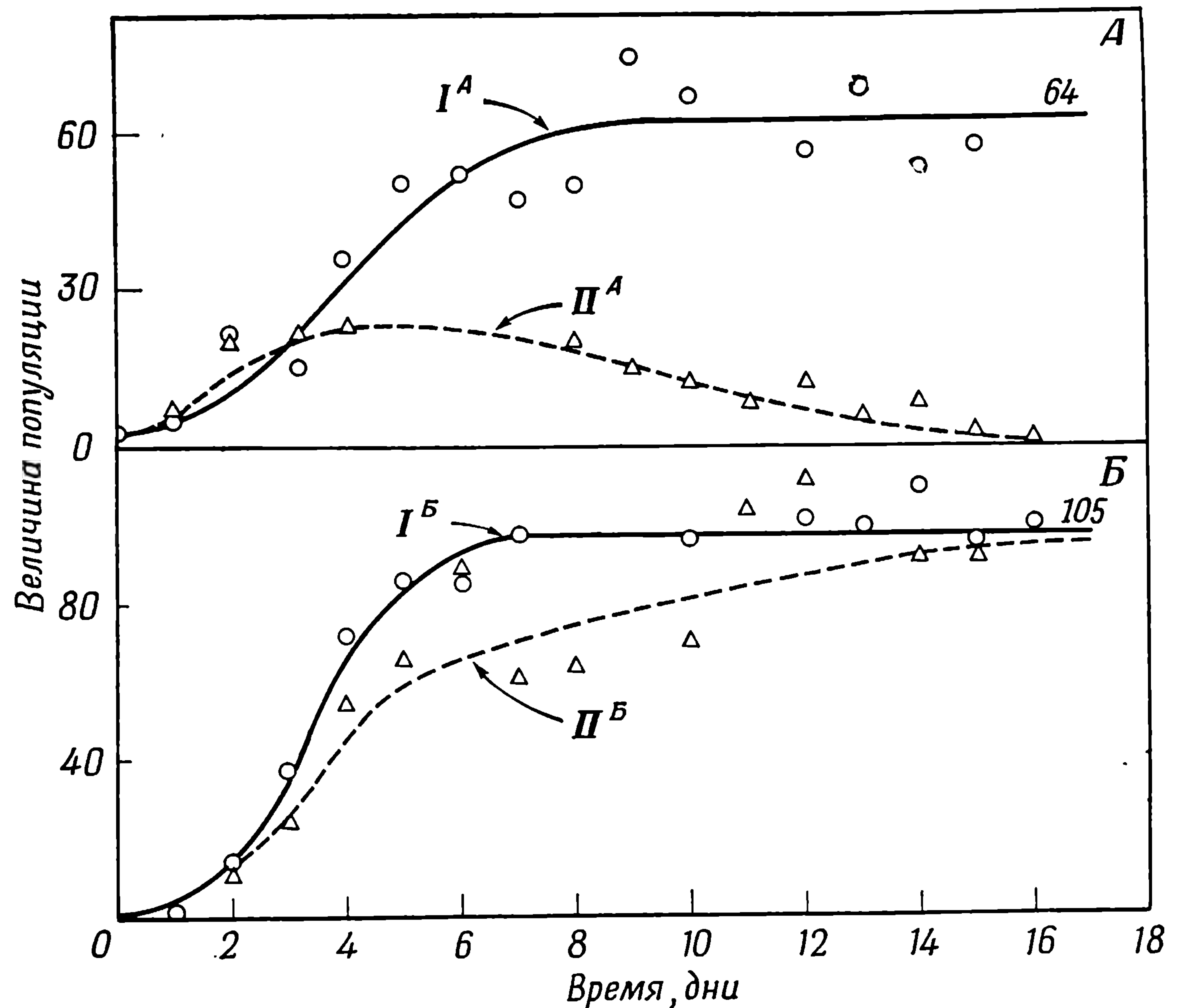
отношения, при которых один вид наносит ущерб другому и не может существовать без него, называют либо паразитизмом, либо хищничеством. *Паразитизмом* называют такие отношения, когда представители одного вида обитают внутри или на поверхности тела другого, а *хищничеством* — отношения, при которых представители одного вида ловят и поедают представителей другого. Некоторые биологи употребляют старый термин *симбиоз* (совместное обитание) как синоним мутуализма, тогда как другие понимают его шире, объединяя в этом понятии мутуализм, комменсализм и даже паразитизм.

132. КОНКУРЕНЦИЯ

Два вида могут конкурировать за местообитание, пищу и свет или за возможность избежать хищников и болезней; все эти явления в совокупности называют конкуренцией за одну и ту же экологическую нишу. Конкуренция может привести либо к гибели одного из видов, либо к смене им экологической ниши — перемещению в другое местообитание или использованию другой пищи. Как показывают тщательные экологические исследования, обычно данную экологическую нишу занимает всего один вид (правило Гаузе). Классическим примером экологической конкуренции могут служить взаимоотношения между популяциями простейшего *Paramecium*, описанные Гаузе. Если популяции двух близких видов, *Paramecium caudatum* и *Paramecium aurelia*, выращивать по отдельности, предоставляя им строго определенное количество пищи (бактерий), то популяции размножаются и достигают некой постоянной численности (рис. 165). Но если эти два вида выращивать совместно при том же количестве пищи, то к концу 16-го дня выживает только *Paramecium aurelia*. Особи этого вида не нападают на представителей другого, не выделяют никаких вредных веществ — они просто побеждают в конкуренции за пищу, запасы которой ограничены. Исследования в полевых условиях в основном подтверждают правило Гаузе. Так, два вида бакланов, питающихся рыбой и гнездящихся в скалах, на первый взгляд занимают одну и ту же экологическую нишу. Однако анализ показал, что их экологические ниши несколько отличны. Один из видов питается донными рыбами и креветками, а другой охотится за рыбой (например, угрем), обитающей на небольших глубинах. Помимо этого, выяснилось, что птицы этих двух видов гнездятся на скалах в несколько разных местах.

Рис. 165. Опыт, демонстрирующий конкуренцию между близкими видами парамеций, занимающих одинаковые экологические ниши.

При выращивании по отдельности в чистых культурах с определенным количеством пищи (бактерий) кривые роста *Paramecium caudatum* (I^A) и *Paramecium aurelia* (I^B) имеют обычную S-образную форму. При выращивании в смешанных культурах *Paramecium caudatum* погибает (II^A).



133. ВЫГОДНЫЕ АССОЦИАЦИИ

Комменсализм, т. е. такой тип взаимоотношений, при котором один из двух обитающих вместе видов (называемый *комменсалом*) извлекает пользу из совместного существования, не причиняя, однако, вреда другому виду, особенно часто встречается среди обитателей океана. Практически в каждой норе, вырытой червем, и в каждой раковине обитают незваные гости, использующие убежище, предоставляемое организмом-хозяином, и не приносящие последнему ни пользы, ни вреда. Некоторые плоские черви обитают в жабрах мечехвоста и питаются его объедками. Они получают убежище и возможность передвигаться, по-видимому, не принося вреда хозяину. В мантийной полости устриц и других двустворчатых моллюсков обитают мелкие ракообразные, а одна маленькая рыбка обитает в заднем отделе кишечника морского огурца!

Если совместное существование выгодно обоим видам, но не обязательно для них, то его называют *протокооперацией*. На панцирях многих ракообразных обитают различные кишечнополостные, служащие, по-видимому, для маскировки. Это сообщество выгодно также и для кишечнополостного, которое получает пищу, когда его хозяин ловит и поедает других животных. Но ни ракообразное, ни кишечнополостное не находятся в абсолютной зависимости одно от другого.

Если оба вида извлекают выгоду из совместного существования и не могут жить самостоятельно, то такая ассоциация называется *мутуализмом*. Вначале такая ассоциация может носить характер комменсализма, а затем через фазу протокооперации перейти в мутуализм. Поразительным примером мутуализма служат термиты и обитающие в их кишечнике жгутиковые (простейшие). Термиты известны своей способностью питаться древесиной, несмотря на отсутствие у них разрушающего древесину фермента. Однако в кишечнике термитов живут простейшие — жгутиковые, у которых имеются ферменты (β -глюкозидазы), расщепляющие клетчатку древесины до сахаров. Часть образующегося при этом сахара используется в метаболических процессах самих простейших, однако и термитам остается вполне достаточно. Термиты не могут существовать без этой кишечной фауны; свежеслушавшийся термит инстинктивно лижет анальное отверстие другого термита, чтобы получить жгутиковых. При каждой линьке термиты лишаются всех жгутиковых, но, поскольку они живут колониями, каждая особь после линьки вновь получает простейших от соседа. Таким образом, жгутиковые снабжаются достаточным количеством пищи и живут в полной безопасности и в сравнительно постоянных условиях среды; фактически они могут существовать только в кишечнике термитов.

134. АНТАГОНИСТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ

Комменсализм, протокооперация и мутуализм — типы положительных взаимоотношений между видами. Эти взаимоотношения выгодны одному из двух или обоим членам и не наносят вреда ни тому, ни другому. При антагонистических взаимоотношениях между видами — аменсализме, паразитизме и хищничестве — одному из видов наносится ущерб. Если другой вид при этом не страдает, то такие взаимоотношения называются *аменсализмом*. Примером аменсализма могут служить взаимоотношения между организмами, продуцирующими антибиотики, и видами, угнетаемыми антибиотиками. Плесневый гриб *Penicillium* выделяет пенициллин — вещество, подавляющее рост различных бактерий, но бактерии не оказывают влияния на плесневый гриб. Клиническое применение этих бактерицидных агентов привело к неожиданному результату — к повышению частоты грибковых заболеваний. Дело в том, что в естественных условиях развитие болезнетворных грибов сдерживается присутствием бактерий; уничтожение бактерий антибиотиками создает исключительно благоприятные условия для развития грибов.

Было бы ошибочным полагать, что взаимоотношения между хозяином и паразитом или хищником и жертвой всегда вредны для хозяина или жертвы как видов. Это справедливо обычно лишь в период становления таких взаимоотношений; со временем, однако, под влиянием естественного отбора губительное действие паразита или хищника ослабевает. В тех случаях, когда этого не происходит, паразит обычно уничтожает хозяина и погибает сам; он может сохраниться лишь в том случае, если перейдет на какой-либо новый вид, пригодный в качестве хозяина.

Изучение сотен различных примеров взаимоотношений между хозяином и паразитом или хищником и жертвой показывает, что в общем, если эти взаимоотношения установились давно, в конечном итоге вред, причиняемый паразитом или хищником, не столь уж велик, а иногда их влияние может быть даже благоприятным, тогда как вновь появившиеся хищники или паразиты обычно наносят большой ущерб. Так, посевы сельскохозяйственных культур в наибольшей степени страдают от таких паразитов растений и насекомых-вредителей, которые появились в данной области недавно и могли избрать себе новые жертвы.

Поразительный пример того, к чему приводит нарушение длительно существовавших вза-

имоотношений между хищником и жертвой, описан для Каибабского плато на северном склоне Большого Каньона в Колорадо. В этом районе в 1907 году было около 4000 оленей и значительное количество хищников (пумы и волки). Отстрел хищников с целью защиты оленей привел к колоссальному увеличению численности популяции оленей. К 1925 году она достигла 100 000 голов — значительно больше, чем могла прокормить имевшаяся растительность. Олени поедали все, до чего они могли добраться: траву, сеянцы древесных пород, кустарники, причиняя тем самым существенный ущерб растительности. В течение двух следующих зим огромное число оленей погибло от голода. В конце концов популяция оленей сократилась до 10 000 особей. В природе величина популяции хищника изменяется в соответствии с численностью популяции жертвы, причем колебания численности хищника несколько отстают от изменений численности жертвы.

135. ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Помимо описанных выше ассоциаций между представителями двух различных видов, часто встречаются скопления животных или растений одного вида. Некоторые из этих скоплений носят временный характер (например, в целях размножения), другие образуются на более длительный срок. Хотя значительное скопление животных экологически нежелательно и вредно, лабораторные опыты и полевые наблюдения показывают, что такие скопления особей способны выживать в условиях, где одиночные представители того же вида погибли бы. У стада оленей, обладающего в целом множеством носов и глаз, меньше шансов быть застигнутым врасплох хищником, чем у одиночного оленя. Стая волков, охотящихся вместе, скорее настигнет добычу, чем одинокий волк. У некоторых низших животных значение внутривидовых скоплений для выживания выступает менее явственно, но тем не менее оно вполне реально. Группа насекомых менее подвержена высыханию и гибели в засушливых условиях, чем одиночные насекомые; данная доза ультрафиолета скорее убьет одиночного плоского червя, чем группу планарий. Если в один сосуд поместить 12 золотых рыбок, а в другой — одну и добавить в оба сосуда одинаковое количество какого-либо токсичного вещества, например коллоидного серебра, то одиночная рыбка погибнет, тогда как группа выживет. Оказалось, что количество слизи, выделяемое группой рыб, достаточно для того,

чтобы осадить почти все коллоидное серебро и обезвредить его, тогда как слизи, выделяемой одной рыбой, для этого слишком мало.

Такие скопления животных, имеющие значение для выживания видов, У. Элли назвал *бессознательной кооперацией*. Если у вида возникают гены, регулирующие тенденцию к скоплению, и они играют положительную роль в выживании вида, то естественный отбор наследственно закрепит эти свойства. Примерами широко распространенной в животном мире бессознательной кооперации могут служить косяки рыб или стаи птиц.

Простые скопления животных могут превратиться в сложные сообщества, состоящие из специализированных особей, например колонии пчел, муравьев и термитов.

136. ЦЕПИ ПИТАНИЯ

Если данный вид занял определенную территорию и утвердился на ней, то число организмов, точнее их общая масса, определяется скоростью потока энергии через биологическую часть соответствующей экосистемы. В отличие от углерода, азота и других элементов энергия не может использоваться многократно, а может быть использована данным организмом только один раз. В конечном итоге энергия превращается в тепло и рассеивается, т. е. для экосистемы она потеряна.

Единственным источником всей энергии, используемой живыми существами, служит солнечный свет. Его энергия превращается в биологически доступную форму в процессе фотосинтеза, осуществляемого зелеными растениями. Лишь небольшая часть (около 3%) световой энергии, падающей на листья зеленого растения, превращается благодаря фотосинтезу в потенциальную энергию различных питательных веществ; остальная энергия рассеивается в виде тепла. Эта потеря энергии не есть свидетельство низкой эффективности биохимических процессов фотосинтеза; она вытекает из законов термодинамики. Второй закон термодинамики можно сформулировать следующим образом: «Любое превращение одной формы энергии в другую сопровождается уменьшением количества доступной энергии, поскольку часть энергии превращается при этом в тепло и рассеивается». Другими словами, ни при каком превращении энергии к. п. д. не может достигать 100%. Когда животное поедает растение, большая часть заключенной в этой пище энергии снова рассеивается в виде тепла и только незначительная доля используется для синтеза животных тканей.

Если это животное будет в свою очередь съедено другим животным, то произойдет дальнейшая потеря энергии в виде тепла и т. д. Перенос энергии от ее первоначального источника — растений — через ряд организмов, каждый из которых поедает предыдущий и служит пищей для последующего, носит название *цепи питания*. В каждом звене этой цепи происходит значительная потеря энергии. Поэтому число звеньев обычно бывает не выше 4 или 5. Процент усваиваемой энергии, т. е. энергии, доступной для организма, образующего следующее звено цепи питания, называется *эффективностью переноса энергии*.

Число и общая масса, т. е. *биомасса*, организмов на любом уровне экосистемы определяется потоком энергии в экосистемах — от солнечного света через автотрофных производителей (фотосинтез), через ткани травоядных первичных потребителей к тканям плотоядных вторичных потребителей. В результате потерь тепла при каждом превращении энергии в каждом звене цепи питания поток энергии значительно снижается, что приводит к уменьшению биомассы на всех уровнях.

Первое звено любой цепи питания — улавливание растениями световой энергии в процессе фотосинтеза и образование углеводов и других содержащих энергию питательных веществ — обладает относительно низкой эффективностью. Всего лишь около 0,2% световой энергии, падающей на данную поверхность в течение года, фиксируется в питательных веществах. При поедании животным растения или другого животного эффективность переноса энергии выше — от 5 до 20%. Одни животные употребляют только один вид пищи, следовательно, они являются членами одной цепи питания. Другие животные употребляют разнообразную пищу, и поэтому они не только являются членами разных цепей питания, но могут также занимать разное положение в разных цепях питания. Питаясь зелеными растениями, животное может быть первичным потребителем в одной цепи, но, поедая травоядных животных или других плотоядных, это же животное может оказаться вторичным или третичным потребителем в других цепях.

Человек — конечное звено ряда цепей питания. Например, человек ест рыбу — окуня, который питается более мелкой рыбой; последняя поедает мелких ракообразных, которые в свою очередь питаются водорослями. Конечные размеры популяции людей или популяции любого животного ограничены: 1) длиной цепи питания, 2) эффективностью переноса энергии в каждом звене цепи; 3) количеством световой

энергии, падающей на Землю. Человек не может увеличить количество падающего солнечного света и может оказать лишь незначительное влияние на эффективность переноса энергии. Поэтому единственный путь повышения уровня снабжения пищевой энергией для человека — это сокращение его цепи питания, т. е. употребление в пищу главным образом первичных производителей — растений, а не животных. Жители таких перенаселенных стран, как Индия или Китай, в основном вегетарианцы, поскольку подобного рода цепь питания самая короткая. Бифштекс — роскошь как в экологическом, так и в экономическом отношении, но в экологическом аспекте рубленая котлета — такая же роскошь, как и бифштекс.

Помимо цепей питания хищников, например человек — окунь — пескарь — ракообразные, существуют цепи питания паразитов. Например, на млекопитающих и птицах паразитируют блохи, в блохах обитают простейшие, которые в свою очередь служат организмом-хозяином для бактерий. Если у бактерий имеются паразиты-вирусы, то можно говорить о пятиступенчатой паразитической цепи питания.

Третий тип цепи питания характеризуется тем, что растительный материал предварительно превращается в мертвое органическое вещество — *детрит*, а уже затем поедается животными, например многоножками и дождевыми червями на суше, другими червями и моллюсками в океане, а также бактериями и грибами. В сообществе организмов морского мелководья лишь около 30% всей энергии проходит через детритные цепи, тогда как в лесном сообществе со значительной биомассой растений и сравнительно небольшой биомассой животных через эти цепи может проходить до 90% потока энергии. В засоленных болотах приливной зоны, где большинство животных (устрицы, улитки, крабы) питаются детритом, через детритные цепи проходит 90% или даже большая доля всей энергии.

Поскольку в каждом звене любой цепи питания происходит потеря энергии, каждое следующее звено характеризуется меньшей биомассой, чем предыдущее. По подсчетам 8100 кг растений люцерны можно выкормить телят с общей массой 1000 кг, а мясом этих телят можно прокормить одного 12-летнего мальчика массой 48 кг в течение одного года. Хотя мальчики питаются не только телятиной, а телята — не только люцерной, приведенные цифры иллюстрируют принцип построения цепи питания. Цепь питания можно представить себе в виде

пирамиды, каждая ступень которой значительно меньше предыдущей. Поскольку хищники обычно крупнее своей добычи, в пирамиде, отражающей число особей, каждая последующая ступень еще больше отличается от предыдущей, чем в пирамиде биомассы особей: для питания одного мальчика нужно 4,5 теленка, которые потребляют 20 000 000 растений люцерны.

137. СООБЩЕСТВА И ПОПУЛЯЦИИ

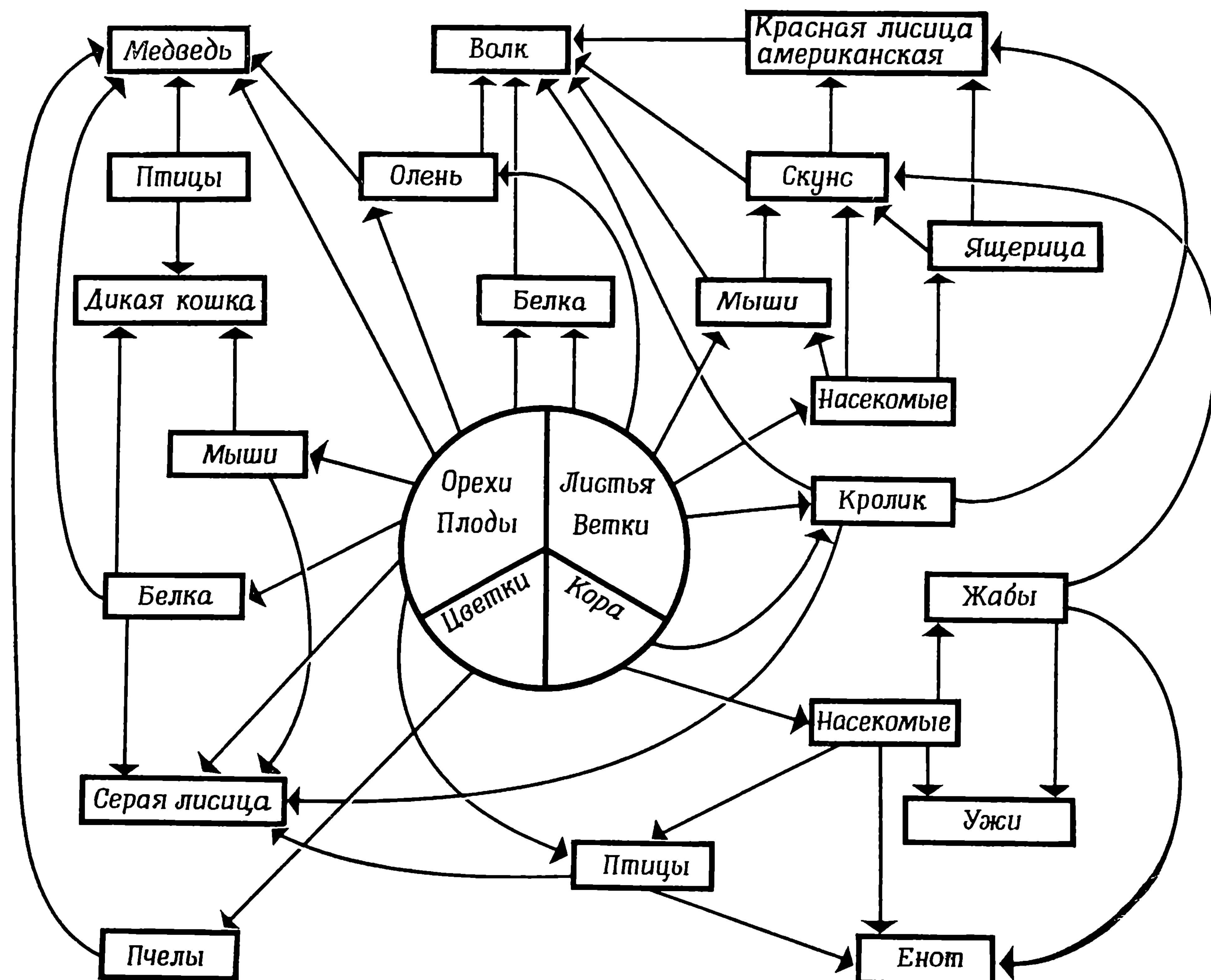
Любая область земного шара, будь то море, озеро, лес, прерия, тундра или пустыня, населена характерной совокупностью животных и растений, между которыми существуют самые разнообразные взаимоотношения — конкуренция, комменсализм, взаимоотношения хищник — жертва и т. п. Состав членов каждого такого скопления организмов определяется не случайностью, а совместным действием многих взаимовлияющих физических и биотических факторов среды. Экологи называют организмы, обитающие в данной области, *биотическим сообществом*. Оно состоит из популяций, групп или отдельных организмов любого типа.

В любом биоценозе происходит очень сложное переплетение цепей питания, которое иногда называют сетью питания. Схема взаимодействия цепей питания в одном листопадном лесу в восточной части Северной Америки представлена на рис. 166. Основные принципы экологических связей в биоценозах были установлены при изучении некоторых более простых сообществ, например в тундре или пустыне. В тундре организмами-производителями служат лишайники, мхи, травы и низкорослые кустарники. Северные олени и карибу питаются лишайниками и в свою очередь служат пищей для волков и человека. Травы поедаются полярными зайцами и леммингами, которые служат пищей для белой совы и песцов. За песцами ради их меха охотится человек. В течение короткого арктического лета к сети питания добавляются многочисленные виды насекомых и перелетных птиц, которые питаются этими насекомыми.

138. ДИНАМИЧЕСКОЕ РАВНОВЕСИЕ В ПРИРОДЕ

При обсуждении представления о динамическом состоянии различных компонентов организма (гл. VI) мы отмечали, что молекулы белков, жиров, углеводов и других компонентов животных и растительных тканей непрерывно синтезируются, распадаются и ресинтезируются. Аналогично этому в биотическом

Рис. 166. Схема взаимоотношений организмов в цепи питания в листопадном лесу.



сообществе постоянно происходит перемещение и замена отдельных частей. Представление о динамическом состоянии биотических сообществ — одна из основных экологических концепций. Непрерывные изменения физических и биотических свойств окружающей среды вынуждают популяцию растений или животных приспосабливаться к ним, так как в противном случае ей грозит гибель. Помимо этого, для входящих в сообщества организмов характерны разного рода ритмические изменения активности или подвижности (суточные, приливо-отливные, лунные, сезонные и годовичные), что приводит к периодическим изменениям состава сообщества в целом. Численность популяции может колебаться в широких пределах, но если она увеличивается так сильно, что запасы пищи истощаются, как это было с оленями на Каибабском плато или как это происходит время от времени с леммингами в северных частях Европы, равновесие восстанавливается за счет увеличения смертности. Во многих отношениях популяцию организмов или биотическое сообщество можно сравнить с многоклеточным организмом. При изучении популяции можно наблюдать ее рост, специализацию и взаимодействие ее частей и даже

проследить за ее развитием и постепенным переходом от незрелости к зрелости, старости и гибели.

Совершенно очевидно, что описанные для растений и животных экологические принципы относятся и к человеку. Человек непрерывно взаимодействует с окружающими его физическими и биотическими факторами. Когда он поймет, что популяции людей составляют лишь одну из частей более крупных биотических сообществ и экосистем, он сможет более разумно решать возникающие перед ним проблемы. Как преднамеренно, так и невольно человек оказывает большое влияние на окружающую его среду, и он уже вызвал глубокие изменения в сообществах и экосистемах, частью которых он является. Однако он не в состоянии в полной мере регулировать состояние окружающей среды, и поэтому, подобно другим животным и растениям, ему следует научиться приспосабливаться к таким ситуациям, изменить которые он не в силах. Понимание различных круговоротов в природе и умение включиться в них обеспечат человеку в будущем больше возможности выжить, чем попытки вслепую изменять и регулировать эти круговороты.

ПРОТИСТЫ И МОНЕРЫ

Одноклеточных животных и растения впервые увидел, вероятно, Антони ван Левенгук (1632—1723), мануфактурщик из Дельфта (Голландия). Заинтересовавшись строением льняной пряжи и желая изучить его, он отшлифовал несколько грубых линз. Позднее Левенгук научился шлифовать линзы гораздо лучше и при помощи своих микроскопов, дававших увеличение почти в 150 раз, исследовал все, что попадалось ему под руку; воду из пруда, морскую воду, уксус, настой перца (его интересовало, почему они жгучие), фекалии, слюну, сперму и многое другое. Все изученные таким образом объекты Левенгук описывал в своих письмах Лондонскому королевскому обществу. В частности, в письме, датированном 1683 годом, он, очевидно, описал бактерии — размер, форма и подвижность обнаруженных им организмов не оставляют сомнений в том, что это были бактерии.

Широкие исследования, проведенные Луи Пастером в 1870—1880 годах, позволили установить роль бактерий как возбудителей инфекционных болезней и гниения и привлекли к ним внимание таких ученых, как Роберт Кох, Фердинанд Кон и Иозеф Листер. Все это привело к расцвету бактериологии в конце XIX века. Открытия Пастера были сделаны им в результате изучения «болезней» вина и пива, вызывающих прокисание этих продуктов. Пастер установил, что прокисание вызывают микроорганизмы, проникающие в вино или пиво из воздуха и приводящие к нежелательной форме брожения с образованием не спирта, а иных продуктов. Далее он показал, что если осторожно подогреть виноградный сок или пивное сусло (процедура, называемая теперь *пастеризацией*), то эти микроорганизмы можно убить, после чего жидкость следует охладить и добавить в нее дрожжи, чтобы вызвать брожение.

Пастер сделал другой чрезвычайно важный вклад в микробиологию: он бесспорно доказал невозможность спонтанного самозарождения бактерий (см. разд. 9).

Английский хирург Листер одним из первых понял значение открытий Пастера и использо-

вал теорию «зародышей» в хирургической практике. Он впервые ввел в медицину методы антисептики (погружение всех хирургических инструментов в карболовую кислоту и опрыскивание раствором карболовой кислоты операционной). Таким путем он добился значительного снижения числа смертных случаев после операций.

В течение нескольких последних десятилетий микробиологи занимались главным образом изучением физиологии, питания, биохимии и генетики бактерий. Современные знания в области молекулярной биологии основываются преимущественно на результатах изучения бактерий, в частности *Escherichia coli* — безвредного паразита, обитающего в кишечнике человека и других млекопитающих.

Простейшие растения, не образующие в процессе своего развития зародышей и не обладающие сосудистыми тканями, известны под названием *слоевцовых* и относятся к подцарству *Thallophyta*. Эта группа включает свыше 100 тысяч видов, широко распространенных в пресных и соленых водах, на суше, а также паразитирующих на других растениях или животных. Представители этого подцарства чрезвычайно разнообразны по своим размерам: от микроскопических одноклеточных растений до огромных бурых водорослей, длина которых иногда превышает 100 м. Тело этих растений, называемое *слоевищем* или *талломом*, может быть дифференцировано на отдельные части, однако у него нет ни корней, ни стебля, ни листьев. К слоевцовым относятся растения двух типов: хлорофиллоносные растения, способные к самостоятельному питанию, — *водоросли* (*Algae*) — и растения, лишенные хлорофилла, вынужденные существовать в качестве сапрофитов или паразитов, — *грибы* (*Fungi*).

Разграничение на водоросли и грибы следует признать довольно искусственным, поскольку при этом в разные группы попадают растения, весьма близкие по всем признакам, за исключением окраски. Такого рода классификация еще больше запутывается наличием растений, которые, подобно *Euglena*, в темноте утрачивают хлорофилл и превращаются

в сапрофиты, но вновь приобретают хлорофилл на свету.

Alga по-латыни означает «морская трава», однако, хотя почти все морские растения относятся к водорослям, многие водоросли живут не в море. Водоросли — это главным образом водные растения, живущие в пресной или соленой воде; некоторые виды обитают на поверхности скал или на коре деревьев. Эти последние водоросли, живущие в таких сравнительно сухих местах, в отсутствие воды находятся обычно в состоянии покоя. Водоросли чрезвычайно многочисленны и являются поэтому важнейшими продуцентами питательных веществ. За счет водорослей происходит почти весь фотосинтез в морях и значительная его часть в пресных водах. Человек мало употребляет водоросли непосредственно в пищу, однако значительное место в его питании занимает рыба, питающаяся водорослями или другими организмами, которые в свою очередь питаются водорослями.

139. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ

Современные теории мутационного процесса, естественного отбора и динамики численности популяций дают удовлетворительное объяснение эволюции современных животных и растений из предшествовавших им форм. Проблема первоначального возникновения жизни на нашей планете серьезно обсуждалась многими биологами. Некоторые из них постулировали, что на Землю через мировое пространство были занесены какие-то споры или зародыши с другой планеты. Это объяснение нельзя признать удовлетворительным: во-первых, оно оставляет открытым вопрос о первоначальном источнике этих спор; во-вторых, вряд ли какое-либо живое существо могло бы выдержать крайне низкие температуры и интенсивное излучение, действию которых оно должно было подвергнуться во время межпланетного путешествия. Данные в пользу существования жизни в других частях Вселенной были получены в 1961 году, когда в метеоритах было найдено нечто похожее на остатки микроскопических организмов. Однако это еще не говорит о том, что *живые* организмы могли быть перенесены через мировое пространство в метеорите.

Классические опыты, опровергающие теорию *самопроизвольного зарождения жизни*, произвел итальянец Франческо Реди примерно в 1680 году. Реди очень простым способом доказал, что «черви» (личинки мух) не могут зарождаться в гниющем мясе. Он взял три банки, одну

из которых оставил открытой, вторую обвязал тонкой марлей, а третью — пергаментом, и положил в каждую по куску мяса. Все три куска начали гнить, но «черви» появились только в мясе, находившемся в открытой банке. Несколько червячков появилось на марле, покрывавшей вторую банку, но в мясе их не было, как не было и в мясе, закрытом пергаментом. Таким образом Реди доказал, что «черви» не возникли из гниющего мяса, а вывелись из яиц, отложенных мясными мухами, привлеченными запахом разлагающегося мяса. Примерно через два столетия Луи Пастер окончательно установил, что и бактерии возникают не путем самозарождения, а только от предсуществовавших бактерий. Впоследствии другие ученые показали, что даже субмикроскопические фильтрующиеся вирусы не образуются из невирусного материала, а происходят только от существовавших ранее вирусов. Хотя спонтанное возникновение жизни в настоящее время вряд ли возможно, весьма вероятно, что в очень давние времена, когда химические и физические условия на Земле были совершенно иные, чем сейчас, из неживой материи могли возникнуть первые живые организмы.

Теория происхождения первых живых существ из неживой материи была выдвинута Пфлюгером, Дж. Холдейном, Р. Бейтнером, но особенно детально она разработана советским биохимиком акад. А. И. Опариным в его книге «Возникновение жизни» (1936). Земля возникла примерно 5 млрд. лет назад либо в результате отделения какой-то части от Солнца, либо в результате постепенной конденсации космической пыли. Большинство ученых считают, что кора Земли застыла лишь 2,5 млрд. лет назад, после чего на ней установились условия, при которых стало возможным возникновение жизни. В это время атмосфера Земли не содержала свободного кислорода в сколько-нибудь значительном количестве; весь кислород был связан в виде воды или окислов.

Известен ряд реакций, путем которых неорганические вещества могут превращаться в органические. Предполагают, что первоначально большая часть углерода на Земле находилась в форме карбидов металлов — соединений, способных вступать в реакцию с водой с образованием ацетилена. Затем ацетилен мог полимеризоваться, образуя соединения, содержащие длинные цепи атомов углерода. Экспериментально показано, что излучение, обладающее высокой энергией, например космические лучи, способно вызывать образование органических соединений. Это было показано М. Кальвином, который облучал водные растворы двуокиси

углерода в циклотроне и получал муравьиную, щавелевую и янтарную кислоты, содержащие 1, 2 и 4 атома углерода соответственно. Эти кислоты представляют собой важные промежуточные вещества в обмене живых организмов.

Воздействие на растворы ультрафиолетовых лучей или электрических разрядов, имитирующих молнию, также вызывает образование органических соединений. Такие аминокислоты, как глицин и аланин, и даже еще более сложные органические вещества можно получить *in vitro*, воздействуя в течение недели электрическими разрядами на смесь водяного пара, метана, аммиака и водорода. Предполагается, что в период, предшествовавший появлению жизни на Земле, все эти газы содержались в земной атмосфере, так что под действием излучений из них могло образоваться множество самых разнообразных органических веществ. В настоящее время в природе могло бы происходить образование аминокислот и других соединений под действием электрических разрядов или ультрафиолета; однако образовавшиеся таким образом органические соединения немедленно подверглись бы окислению или же были бы поглощены и переварены плесневыми грибами, бактериями и другими организмами.

Подробное исследование химических реакций, которые могли бы вызвать без участия живых организмов образование углеводов, жиров и аминокислот, было проведено Опариным и продолжено Кальвином и др. Большая часть реакций, путем которых могли образоваться сложные органические соединения, вероятно, происходила в море, в котором растворялись и смешивались неорганические предшественники и возникающие из них органические молекулы. Можно считать, что море превратилось в своего рода жидкий бульон, в котором эти молекулы сталкивались, вступали в реакции друг с другом и соединялись, образуя новые все более крупные и все более сложные молекулы. С накоплением данных о роли специфического спаривания пуриновых и пиримидиновых оснований в передаче биологической информации стало ясно, что эти факторы могли действовать и на ранних этапах эволюции, еще до появления «живых» организмов.

Известные нам силы притяжения между молекулами и тенденция некоторых молекул образовывать жидкие кристаллы позволяют представить себе, каким образом могли спонтанно возникать большие и сложные молекулы различных веществ. Опарин предполагает, что уже на уровне этих молекул, т. е. до того, как возникла жизнь, мог действовать естественный

отбор. С того момента, как эти молекулы соединялись, образуя коллоидные агрегаты, эти агрегаты начинали конкурировать друг с другом за сырье. Некоторые из этих агрегатов, обладавшие какими-либо особенно благоприятными чертами строения, приобретали новые молекулы быстрее, чем другие агрегаты, и в конце концов оказались преобладающими.

После того как образовалось несколько молекул белка, которые приобрели способность катализировать реакции, скорость образования дальнейших молекул, вероятно, сильно возросла. Следующий шаг состоял в том, что эти сложные белковые молекулы приобрели способность катализировать синтез подобных себе молекул, т. е. стали *автокаталитическими*. Эти гипотетические автокаталитические частицы, по-видимому, обладали свойствами вируса или свободноживущего гена. Дальнейшее развитие живого существа шло по пути приобретения этими частицами способности претерпевать наследуемые изменения, т. е. мутировать. Затем ряд таких «свободных генов» мог объединиться, образовав более крупную единицу — некий организм, вероятно сходный с некоторыми из современных вирусов. Важным шагом вперед было образование вокруг этого комочка белково-липидной *мембраны*, пропускавшей внутрь одни молекулы, но задерживавшей другие. Все известные в настоящее время вирусы — это паразиты, способные жить только внутри клеток высших животных и растений. Но если бы даже и существовали свободноживущие непатогенные вирусы, их было бы весьма трудно обнаружить.

Первые живые организмы, возникшие в море молекул органических веществ и в контакте с атмосферой, свободной от кислорода, вероятно, получали энергию за счет брожения некоторых из этих органических веществ. Эти *гетеротрофы* могли существовать лишь до тех пор, пока в морском бульоне имелся запас молекул органических веществ, накопленных в прошлом. Однако, прежде чем этот запас был исчерпан, гетеротрофы претерпели дальнейшую эволюцию и превратились в автотрофов, способных создавать необходимые им органические молекулы путем хемосинтеза или фотосинтеза. Одним из побочных продуктов фотосинтеза является газообразный кислород, и вполне возможно, что весь атмосферный кислород был создан и создается до сих пор в результате фотосинтеза. Было вычислено, что весь кислород нашей атмосферы обновляется благодаря фотосинтезу каждые 2 тыс. лет и что все молекулы двуокиси углерода пропускаются через процесс фотосинтеза каждые

300 лет. Весь кислород и вся углекислота земной атмосферы представляют собой продукты жизнедеятельности живых существ и в прошлом неоднократно проходили через их организмы.

Н. Горовиц в 1945 году объяснил, каким образом из примитивных гетеротрофов могли развиваться автотрофы. Он предполагает, что какой-то организм путем ряда последовательных мутаций приобрел ферменты, необходимые для синтеза сложных веществ из простых, причем эти ферменты приобретались в порядке, обратном тому, в котором они обычно используются. Поясним это на примере. Допустим, что наш первый примитивный гетеротроф нуждался для своего роста в органическом веществе *Z*. В первичном бульоне, в котором обитал этот гетеротроф, содержалось это вещество, а также ряд других органических соединений *Y*, *X*, *W*, *V*, *U* и т. д. Гетеротрофы могли жить в этой среде до тех пор, пока в ней имелся запас вещества *Z*. Если в результате мутации у гетеротрофа появился новый фермент, позволявший ему создавать вещество *Z* из более простого вещества *Y*, то такая мутантная линия, очевидно, имела бы возможность сохраниться после исчерпания запасов вещества *Z*. Вторая мутация, создающая фермент, катализирующий реакцию образования вещества *Y* из вещества *X*, еще более простого и также содержащегося в среде в изобилии, имела бы большое значение для выживания после истощения в среде запасов вещества *Y*. Аналогичные мутации, обуславливающие возникновение ферментов, позволяющих организму использовать все более простые вещества *W*, *V*, *U* . . . вплоть до некоего неорганического вещества *A*, привели бы в конце концов к развитию организма, способного синтезировать необходимое ему для роста вещество *Z* из вещества *A* через все промежуточные соединения.

Когда в результате многих других рядов мутаций организм приобрел способность синтезировать, подобно зеленым растениям, все необходимые ему вещества из простых неорганических веществ, он превратился в автотрофа. А после того как возник первый простой автотроф, открылся путь для дальнейшей эволюции огромного разнообразия зеленых растений, бактерий, грибов и животных, населяющих земной шар в настоящее время.

Эти рассуждения заставляют нас сделать вывод, что возникновение на нашей планете жизни как некоего упорядоченного естественного процесса было не только возможно, но и почти неизбежно. Имея в виду огромное

число планет во всех известных галактиках Вселенной, следует думать, что на многих из них имеются условия, допускающие возникновение жизни. Поэтому можно предполагать, что жизнь существует и на многих других планетах. Везде, где только возможна жизнь, она при наличии достаточного времени должна возникнуть и вылиться в широкое разнообразие форм. Некоторые из этих форм могут оказаться совершенно несходными с обитателями Земли, тогда как другие будут весьма сходны с ними; возможно, что на других планетах имеются формы, близкие к человеку. Обитатели других планет могут иметь совершенно иной генетический код и могут быть построены не из углерода, водорода, кислорода и азота, а из каких-то других элементов.

Вряд ли мы когда-либо сможем точно узнать, каким образом возникла жизнь, случилось ли это один раз или происходило многократно и может ли произойти вновь. Изложенная здесь теория сводится к следующему: 1) органические вещества образовались из неорганических под действием физических факторов среды; 2) они взаимодействовали, образуя все более и более сложные вещества, а в конце концов — ферменты и самовоспроизводящиеся ферментные системы («свободные гены»); 3) эти «свободные гены» приобрели разнообразие, а затем начали соединяться, образуя примитивные вирусоподобные гетеротрофные организмы; 4) вокруг этих добиологических агрегатов образовались белково-липидные мембраны, отделившие их от окружающей среды; 5) из гетеротрофных организмов развились автотрофы. Эта теория, во всяком случае, правдоподобна, и некоторые ее положения можно проверить экспериментально.

140. ВИРУСЫ И БАКТЕРИОФАГИ

Вирусы и бактериофаги — это формы, значительно более мелкие, чем бактерии; они едва превышают по размерам некоторые наиболее крупные молекулы белков или нуклеиновых кислот. Эти формы столь малы, что их не видно в обычный микроскоп; их можно фотографировать только при помощи электронного микроскопа. Вирусы трудно отнести к растениям или животным, к протистам или монерам. В известном смысле вирусная частица — не живой организм, а крупная частица нуклеопротеида, которая проникает в определенную, специфическую для нее животную, растительную или бактериальную клетку и «размножается», образуя многочисленные новые вирусные частицы. Вне клетки хозяина вирусы

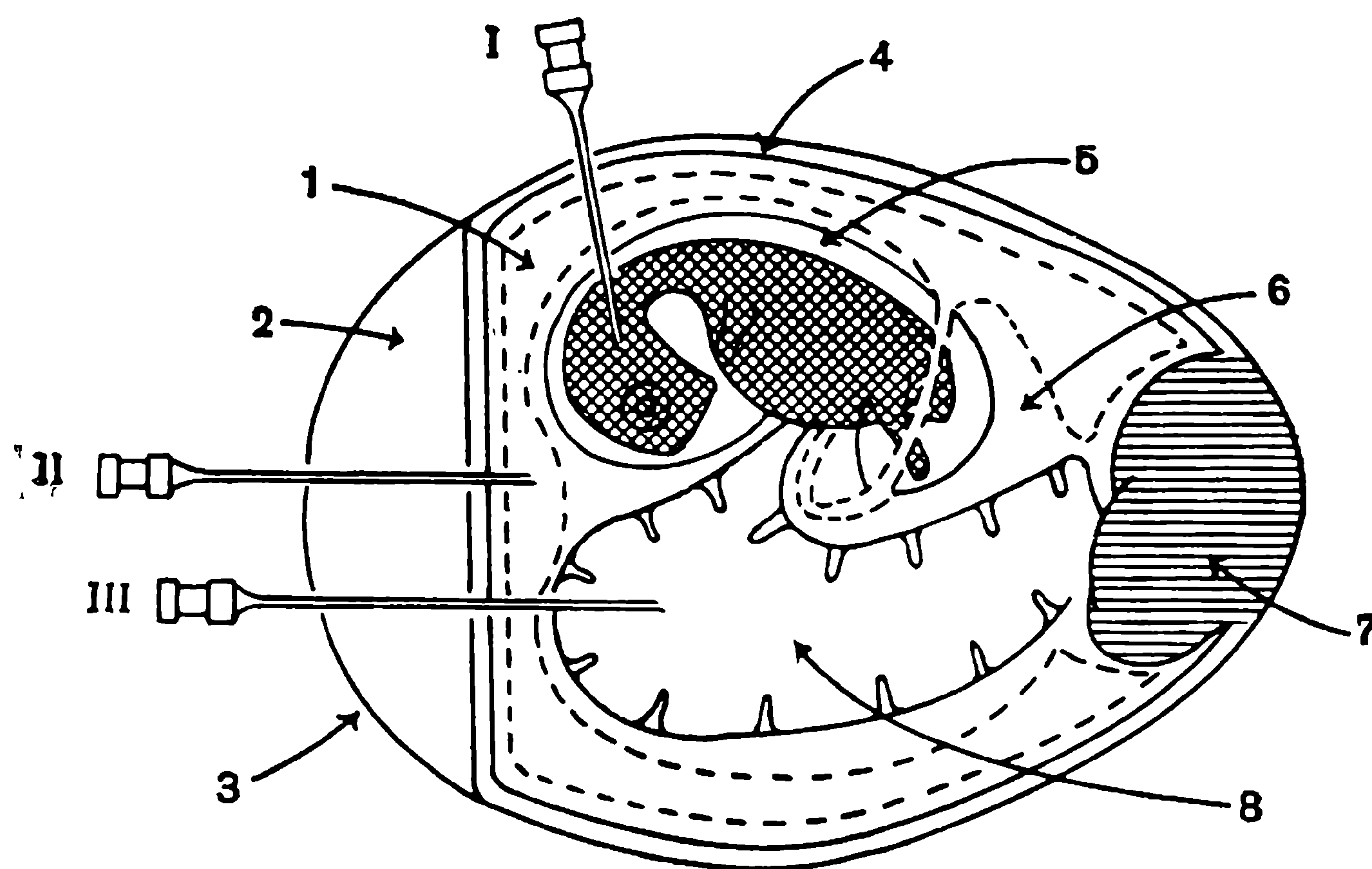


Рис. 167. Схема среза через развивающийся (10—12-дневный) зародыш цыпленка.

Показано, как производится инокуляция в голову зародыша (I), аллантоисную полость (II) и желточный мешок (III). 1 — аллантоисная полость; 2 — воздушный мешок; 3 — скорлупа; 4 — хориоаллантоисная оболочка; 5 — амниотическая полость; 6 — внезародышевая полость; 7 — белок; 8 — желточный мешок.

совершенно инертны; некоторые из них были получены в виде кристаллов. В сущности вирусная частица — это небольшое количество генетического материала (ДНК или РНК), заключенного в защитную белковую оболочку, что дает ей возможность переходить из одной клетки в другую. Трудности, возникающие при решении вопроса о том, считать ли вирусы живыми или неживыми, обусловлены в основном отсутствием четкого определения жизни. Эти формы обладают некоторыми, но не всеми обычными свойствами живых существ.

Фильтрующиеся вирусы — это ультрамикроскопические формы, которые благодаря своим ничтожным размерам проходят сквозь фарфоровые фильтры с самыми тонкими порами. Фильтрующиеся вирусы были открыты в 1892 году русским ботаником Д. И. Ивановским при изучении болезни растений табака, называемой *мозаичной*, так как при этом листья становятся пятнистыми. Ивановский обнаружил, что здоровое растение можно заразить соком больного даже после пропускания этого сока через тонкие фильтры, задерживающие всех бактерий.

Вирусы являются возбудителями многих болезней растений и животных. К числу вирусных заболеваний человека относятся, например, оспа, бешенство, детский паралич, корь, желтая лихорадка, папиллома, инфекционный насморк. Весьма вероятно, что некоторые формы рака человека имеют вирусную природу. Установлено, что один вид рака молочной железы у мышей вызывается вирусоподобным возбудителем, однако в отличие от типичных вирусных заболеваний рак человека не инфекционен.

Подобно хромосомам растений и животных, вирусы могут размножаться, только находясь в сложной среде, создаваемой живой клеткой. Многочисленные попытки выращивать вирусы в лишенных клеток культуральных средах, содержащих всевозможные витамины и аминокислоты, до сих пор остаются безуспешными.

Вирусы обладают лишь немногими чертами обмена веществ, характерными для более высокоорганизованных живых существ. Проникновение вирусной частицы в клетку-хозяина вызывает глубокие изменения в метаболизме этой клетки, что приводит к образованию новых вирусных частиц. Таким образом, вирусные частицы не «размножаются» в обычном смысле этого слова, а образуются клеткой-хозяином при помощи ее ферментных систем. В экспериментальных целях вирусы обычно выращивают, инъецируя их в оплодотворенные куриные яйца (рис. 167) или добавляя их к клеткам, растущим в культуре тканей. В 1935 году У. Стэнли изолировал и кристаллизовал вирус табачной мозаики; с тех пор в кристаллическом виде были получены многие другие вирусы. При введении в растение табака эти кристаллы размножаются и вызывают симптомы мозаичной болезни. В 1956 году Стэнли удалось разделить вирусную частицу на ее основные компоненты — белок и нуклеиновую кислоту — и затем вновь соединить их с образованием активного вируса. В дальнейшем Френкель-Конрат обнаружил, что нуклеиновая кислота вирусной частицы также обладает инфекционностью, хотя и значительно меньшей, чем целая вирусная частица. Если ввести вирусную нуклеиновую кислоту в растение табака, то в клетках начинается образование нуклеино-

вой кислоты и специфического вирусного белка, что приводит к формированию вирусных частиц. У наиболее простых вирусов частица состоит из нуклеиновой кислоты, окруженной белковой оболочкой. Нуклеиновая кислота обуславливает специфичность вируса, а белковая оболочка служит для защиты нуклеиновой кислоты.

Размеры вирусов варьируют в широких пределах. Диаметр одного из самых крупных вирусов — вируса пситтакоза, переносчиками которого служат попугаи и другие птицы, — составляет около 275 нм, тогда как диаметр

одного из самых мелких вирусов, вызывающего ящур у крупного рогатого скота, равен всего 10 нм. При помощи электронного микроскопа установлено, что одни вирусы имеют шаровидную, а другие — палочковидную форму (рис. 168). В обычный микроскоп отдельные вирусные частицы не видны, но в пораженных вирусом клетках часто удается различить *тельца-включения*, представляющие, по-видимому, гигантские колонии вирусных частиц.

Вирус данного типа поражает лишь специфические для него части организма; очевидно, вирусные частицы могут размножаться только

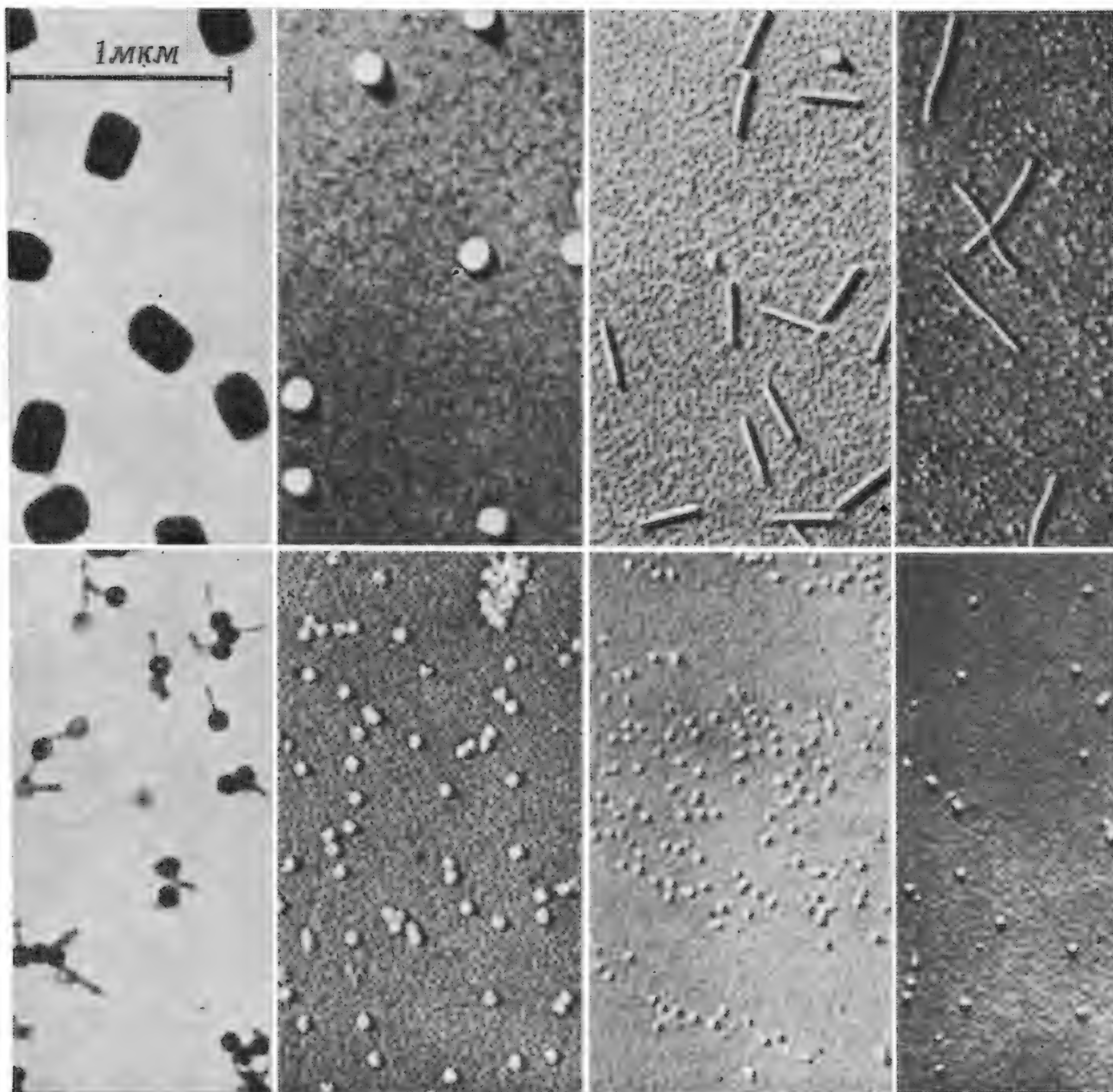


Рис. 168. Электронные микрофотографии различных вирусов.

Верхний ряд, слева направо: 1 — вирус коровьей оспы (применяется для прививок против оспы); 2 — вирус гриппа; 3 — вирус табачной мозаики; 4 — вирус мозаичной болезни картофеля. Нижний ряд, слева направо: 5 — бактериофаги; 6 — вирус папилломы Шоупа; 7 — вирус южной мозаики фасоли; 8 — вирус кустистой карликовости томатов. Препараты 2, 3, 4, 6, 7 и 8 перед фотографированием напылены золотом.



Рис. 169. Ранняя стадия разрушения двух кишечных палочек (большие темные тела) бактериофагами (небольшие частицы, имеющие форму ракеток для пинг-понга).

Слева от бактерий видны дисковидные частицы — остатки бактериальных клеток, разрушенных бактериофагами. Некоторые фаговые частицы уже проникли сквозь наружный слой бактериальной клетки ($\times 30\,000$; уменьшено).

в определенных, но отнюдь не во всех клетках живого организма. Вирусы оспы, кори и папилломы поражают кожу, вирусы детского паралича и бешенства — головной и спинной мозг, а вирус желтой лихорадки — печень. К счастью, после многих вирусных инфекций создается длительный иммунитет против повторного заражения данным вирусом; чрезвычайно эффективны, например, прививки против оспы, бешенства и желтой лихорадки.

Заражение клетки одной вирусной частицей препятствует заражению ее второй частицей. Клетка, инфицированная «живым» вирусом или вирусом, убитым нагреванием, выделяет вещество, названное *интерфероном*. Последний был выделен и идентифицирован как белок, имеющий молекулы примерно такого же размера, как гемоглобин. Количество интерферона бывает достаточным, чтобы обеспечить последующую устойчивость клетки к вирусной инфекции. Синтез клеткой интерферона стимулируется присутствием «чужой» нуклеиновой кислоты вирусного и невирусного происхождения. Даже синтетические полинуклеотиды, например поли-УЦ, оказались мощными стимуляторами выработки интерферона. Определения содержания вирусных частиц, антител и интерферона в организме мыши, зараженной вирусом гриппа, показали, что содержание вирусных частиц в легких достигает максимума на 3-й день, а затем снижается. Наиболее высокое содержание интерферона в легких наблюдалось между 3-м и 5-м днями, а затем также снижалось. Антитела появлялись только на 7-й день после заражения, и в дальнейшем их содержание возрастало. Это позволяет предполагать, что для выздоровления животных интерферон имеет большее значение, чем антитела.

Бактериофаги — вирусные паразиты бактерий — были открыты в 1917 году французским ученым д'Эреллем, обратившим внимание на то, что какой-то невидимый агент разрушает культуры дифтерийных палочек, с которыми он работал. Подобно другим вирусам, бактериофаги фильтруются; растут они только в живых клетках, которые при этом набухают и растворяются. Подобного рода вирусы распространены в природе всюду, где встречаются бактерии; особенно богат ими кишечник человека и животных. Известны многочисленные разновидности бактериофагов; обычно бактериофаги данного типа поражают только бактерии определенного вида или определенной линии.

Электронные микрофотографии (рис. 169) позволяют установить, что некоторые бактериофаги достигают 5 нм в диаметре (их размеры сильно варьируют); они могут иметь форму запятой или ракетки для пинг-понга. Поскольку фаги разрушают бактерии, их, естественно, можно использовать для борьбы с бактериальными заболеваниями. Применение различных фаговых препаратов для лечения таких болезней, как дизентерия и стафилококковые инфекции, не дало, однако, большого эффекта. Эти результаты, а также данные лабораторных опытов, свидетельствующие о неэффективности фагов в присутствии крови, гноя или фекалий, заставили отказаться от использования бактериофагов в терапевтических целях.

Для выделения культуры бактериофагов нужно приготовить эмульсию из фекалий, почвы или сточных вод и пропустить ее через тонкий фильтр. Если в фильтрате содержатся фаги, то, добавив одну его каплю к мутной бактериальной культуре, можно вызвать ги-

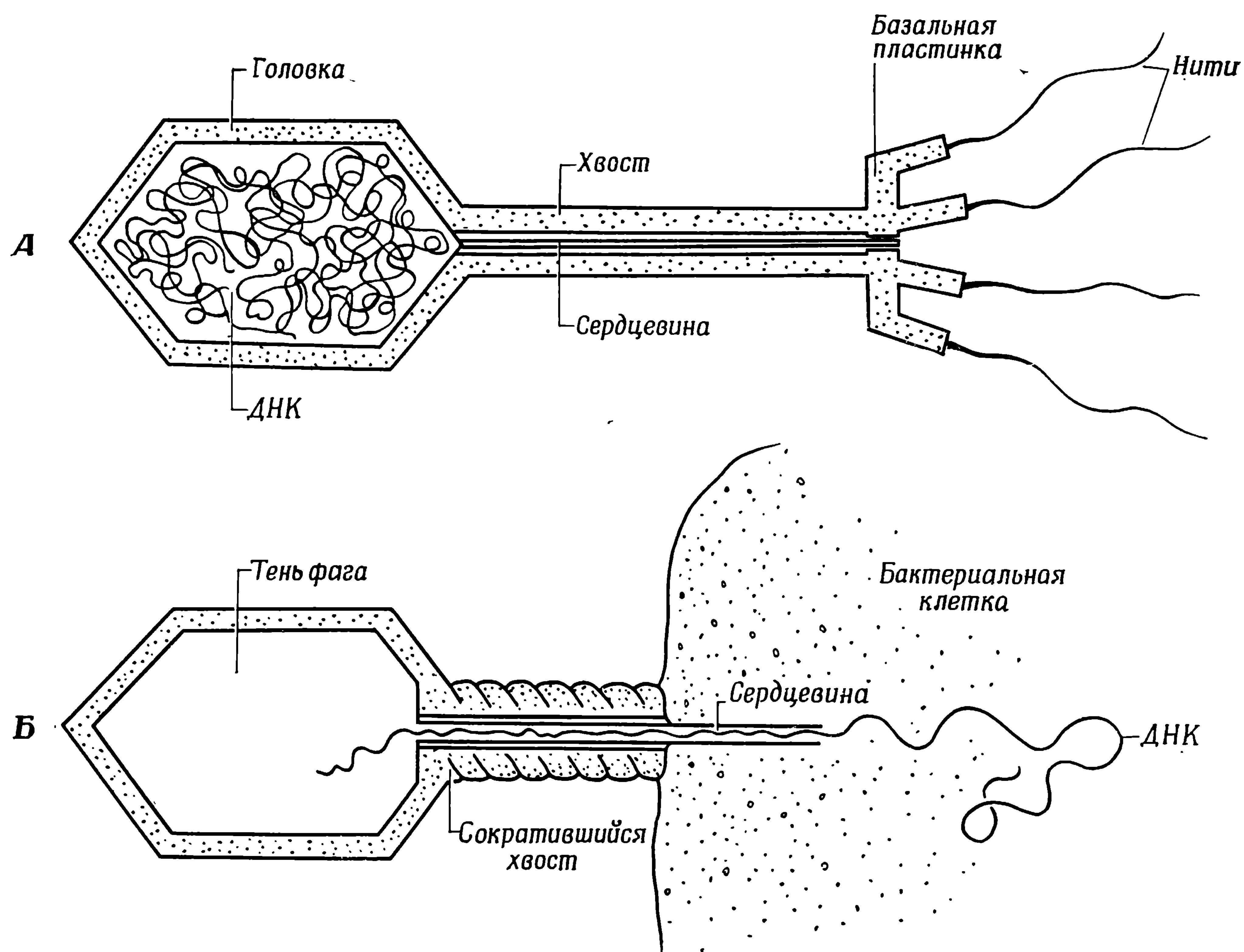


Рис. 170. Схема строения бактериофага Т2 (А) и схема внедрения фаговой ДНК в клетку бактерии-хозяина (Б) по данным электронной микроскопии.

бель и растворение бактерий, что приведет к просветлению культуры. Если такую просветленную культуру пропустить через фильтр и каплю нового фильтрата внести в другую бактериальную культуру, то последняя также станет прозрачной. Такие пересевы фагов можно производить бесконечно долго.

Процесс размножения вируса начинается с прикрепления вирусной частицы при помощи ее белкового отростка к бактериальной клетке. Содержащийся в этом отростке фермент разрушает часть стенки бактериальной клетки, и нуклеиновая кислота (ДНК) вирусной частицы проникает в бактериальную клетку (рис. 170). В экспериментах с введением в вирусный белок радиоактивной серы (^{35}S), а в нуклеиновую кислоту — радиоактивного фосфора (^{32}P) было показано, что в бактерии проникает только ДНК вирусной частицы, а белковая оболочка и отросток остаются снаружи. На этом основании был сделан вывод, что ДНК содержит всю генетическую информацию, необходимую для синтеза целой вирусной частицы. ДНК стимулирует биосинтетические системы клетки-

хозяина к образованию вирусной ДНК и вирусного белка. Через 10—15 мин после заражения клетки в ней еще не удастся обнаружить вирус; в течение дальнейших 10—15 мин в клетке накапливается все возрастающее число вирусных частиц; спустя примерно 30 мин после заражения бактериальная клетка разрушается и освобождаются сотни вновь образованных вирусных частиц, готовых к заражению новых бактериальных клеток.

Если бактериальные клетки обработать ферментом *лизоцимом*, который сильно разрушает материал клеточной стенки, то такие клетки можно заражать очищенной ДНК бактериального вируса. При лизисе бактерий освобождаются *полноценные* вирусные частицы, т. е. частицы, содержащие и ДНК и белок. Эти факты служат дальнейшим подтверждением того, что вся информация, необходимая для воссоздания полной вирусной частицы, заключена в ДНК, а белковая оболочка способствует проникновению частицы через стенку бактериальной клетки.

141. РИККЕТСИИ

Эти болезнетворные организмы были названы по имени открывшего их ученого Говарда Риккетса, погибшего в 1910 году в Мексике от сыпного тифа при изучении возбудителей этой болезни. Все риккетсии, за исключением непатогенного паразита овечьего клеща, размножаются, подобно вирусам, только в живых клетках, т. е. являются облигатными внутриклеточными паразитами. По своему строению они сходны с бактериями. Риккетсии имеют шаровидную или палочковидную форму, их длина варьирует в пределах от 300 до 2000 нм. Они значительно мельче бактерий, но крупнее вирусов и поэтому не фильтруются и едва видны в световой микроскоп.

Известно около 50 видов риккетсий, которые паразитируют в пищеварительном тракте и слюнных железах тлей, клопов и клещей, не причиняя вреда своим хозяевам. Некоторые из них передаются человеку при укусе насекомых и, размножаясь в его клетках, вызывают симптомы болезни. Известно 6 видов риккетсий, являющихся возбудителями болезней человека; они, в частности, вызывают сыпной тиф и пятнистую лихорадку. Риккетсии культивируют в тканях куриного зародыша, развивающегося в яйце; таким способом их выращивают в больших количествах для получения вакцин.

142. БАКТЕРИИ

На земном шаре не так уж много мест, где нет бактерий. Бактерии были найдены в почве на глубине 5 м, в пресной и соленой воде и даже во льдах ледников. Очень много бактерий в воздухе, в молоке, а также в организмах животных и растений, как живых, так и мертвых, и на их поверхности. Бактериальные клетки чрезвычайно малы — от менее чем 1 до 10 мкм в длину и от 0,2 до 1 мкм в ширину. В большинстве случаев это одноклеточные формы, но некоторые виды образуют цепочки из слабо связанных клеток. Бактериальные клетки бывают палочковидными, сферическими (кокки) или спиральными. Ввиду мелких размеров бактерий и общего сходства в строении разных видов при их классификации руководствуются обычно физиологическими или биохимическими свойствами, а не морфологическими признаками.

Бактериальная клетка заключена в плотную жесткую оболочку, в состав которой входит *диаминопимелиновая кислота* (аминокислота, встречающаяся только у бактерий и у сине-

зеленых водорослей) и одно из производных глюкозы — *мурамовая кислота*. Электронно-микроскопическое изучение показало, что бактериальная оболочка состоит из структурных единиц диаметром 50—140 нм, расположенных в виде правильных шестиугольников или прямоугольников (рис. 171). У большинства бактерий клеточная стенка окружена снаружи слизистой *капсулой*, состоящей из полисахаридов и образующей дополнительный защитный слой. Густая цитоплазма бактериальных клеток содержит гранулы гликогена, белков и жиров, но в ней нет ни митохондрий, ни эндоплазматической сети (рис. 172). Рибосомы свободно лежат в цитоплазме; они не связаны с мембранами. ДНК сосредоточена в особой ядерной зоне, не окруженной, однако, ядерной оболочкой. Кокки обычно имеют по одному ядру, а палочковидные бациллы — по два ядра на клетку и более.

Многие бактерии могут совершать плавающие движения в результате взмахов тонких выростов клетки, называемых *жгутиками*. Жгутики бактерий состоят из одной-единственной нити, тогда как жгутики высших организмов содержат 11 нитей, собранных в пучок, из них 2 расположены в центре, а 9 — по периферии. Большинство палочковидных и спиралевидных бактерий имеют жгутики, а у большинства шаровидных кокков жгутики отсутствуют. При помощи жгутиков некоторые бактерии могут за 1 ч покрывать расстояния, превышающие длину их тел в 2000 раз.

Обычно бактерии размножаются бесполым путем — делением клетки надвое. Деление клетки связано с митотическим процессом, сходным с митозом в клетках высших организмов. Однако удвоение хромосом и деление ядерной зоны не всегда происходят одновременно с делением остальной клетки; поэтому любая данная клетка может иметь от 1 до 4 ядерных зон и даже более. Клеточные деления происходят у бактерий с довольно высокой скоростью. Клетки некоторых видов при выращивании в аэрируемой культуральной среде определенного состава могут делиться каждые 20 мин. При такой скорости размножения одна бактериальная клетка при благоприятных условиях может дать начало 250 000 клеток за 6 ч. Эти расчеты позволяют понять, почему относительно небольшое число патогенных бактерий, проникнув в человеческий организм, может быстро вызвать симптомы болезни. К счастью для всех остальных живых существ, бактерии не могут долго размножаться с такой скоростью, так как их ограничивает недостаток пищи или накопление продуктов распада.

Рис. 171. Оболочки бактериальных клеток.

А. Оболочки *Streptococcus faecalis*, полученные путем растирания клеток; содержимое клеток вытекло ($\times 12\,000$). Б. Часть клеточной оболочки *Spirillum rubrum*; видно упорядоченное расположение сферических образований, из которых состоит оболочка ($\times 42\,000$).

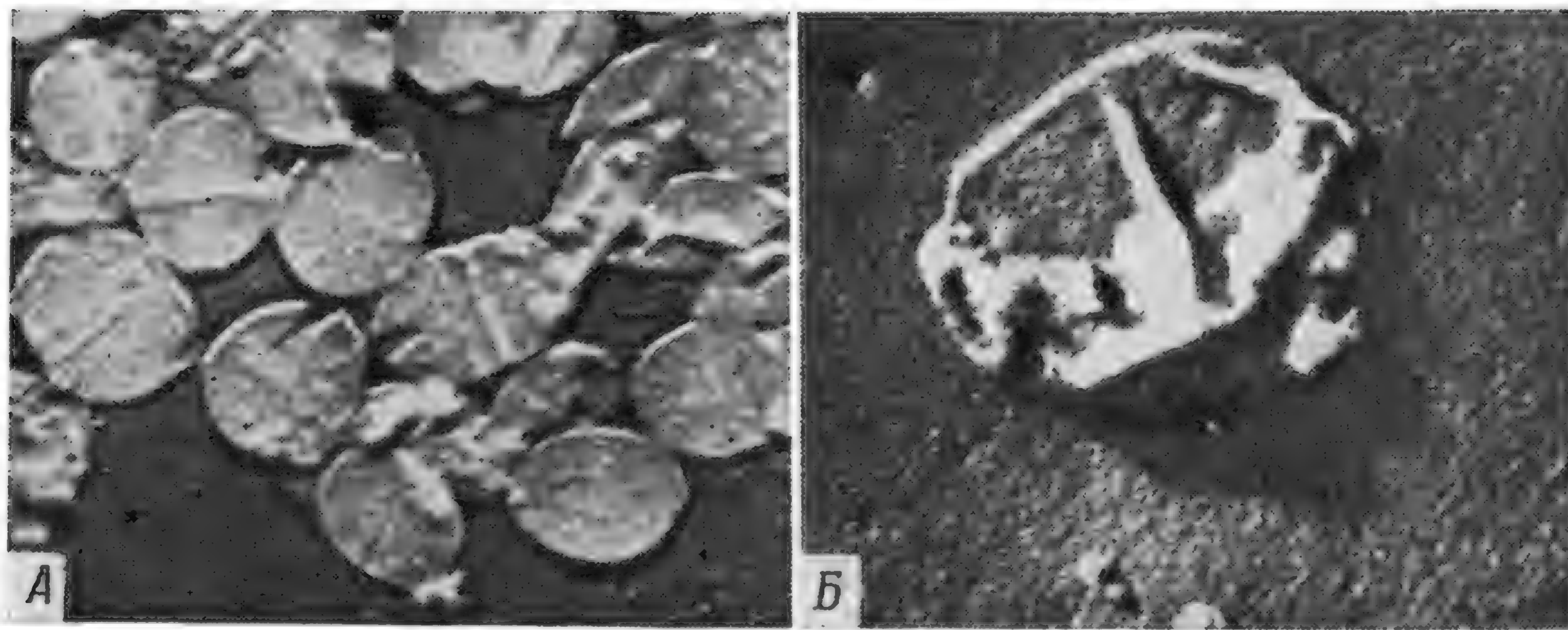
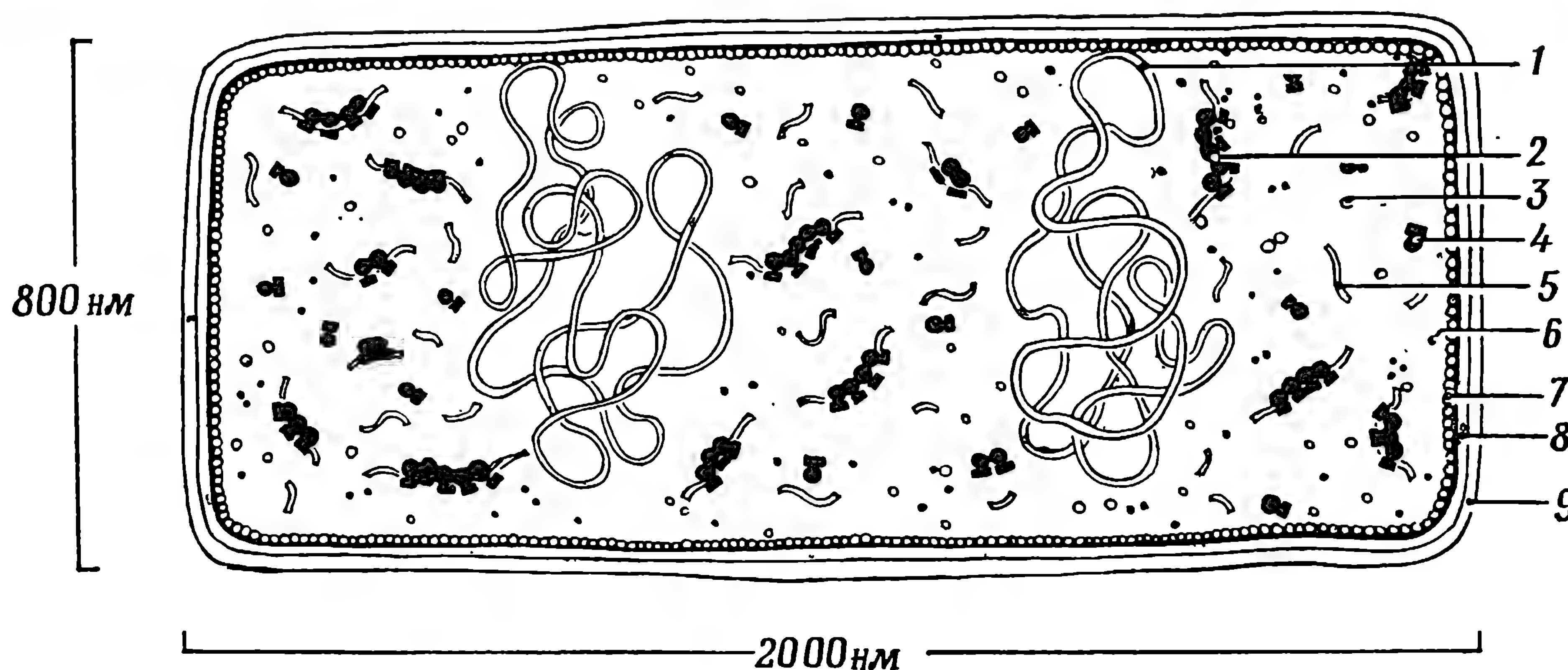


Рис. 172. Схематическое изображение бактериальной клетки (*Escherichia coli*), содержащей две хромосомы.

1—хромосома длиной около 10^6 нм, прикрепленная к клеточной мембране; 2 — полирибосомы; 3 — свободные ферменты; 4 — свободная рибосома; 5 — молекула растворимой РНК; 6 — малая молекула; 7 — ферменты дыхательной цепи; 8 — клеточная мембрана толщиной 10 нм; 9 — клеточная стенка толщиной 10 нм.



Некоторые цитологические наблюдения и данные генетических исследований свидетельствуют о том, что изредка у бактерий может происходить процесс, напоминающий половое размножение. При этом две разные клетки сливаются и обмениваются генетическим материалом. Генетическая рекомбинация была обнаружена у всех достаточно хорошо изученных бактерий; вероятно, она происходит также и у других видов. У одного из наиболее тщательно изученных видов — кишечной палочки (*Escherichia coli*) — установлено наличие «пола»: некоторые клетки ведут себя как «мужские» и переносят генетическую информацию при прямом контакте с «женскими» клетками. Эта способность переносить гены регулируется фактором плодовитости (F^+); последний может быть перенесен в «женскую» клетку, которая при этом превращается в «мужскую».

Обычные вегетативные бактериальные клетки гаплоидны. При половом размножении хромосома из мужской клетки частично или целиком переходит в женскую, в результате чего образуется частично или полностью диплоидная клетка. Последующее расхождение хромо-

сом приводит к образованию гаплоидных клеток дочернего поколения.

При неблагоприятных условиях, например при высыхании субстрата, многие бактерии переходят в состояние покоя. Клетка теряет воду, несколько сморщивается и остается в состоянии покоя до тех пор, пока снова не появится вода. Некоторые виды переживают периоды засухи, жары или холода в форме спор (рис. 173). Образование спор у бактерий — это не способ размножения, так как каждая клетка дает всего одну спору и общее число особей при этом не возрастает. При образовании споры клетка ссыхается, округляется в пределах имеющейся клеточной стенки и выделяет новую толстую стенку внутри старой. Как только условия вновь становятся подходящими для роста, спора поглощает воду, разрушает внутреннюю оболочку и превращается в типичную бактериальную клетку. Палочки сибирской язвы сохраняют жизнеспособность, оставаясь в виде спор в течение 30 лет.

Лишь немногие бактерии автотрофны и могут синтезировать необходимые для них органические соединения в результате реакций фотосин-

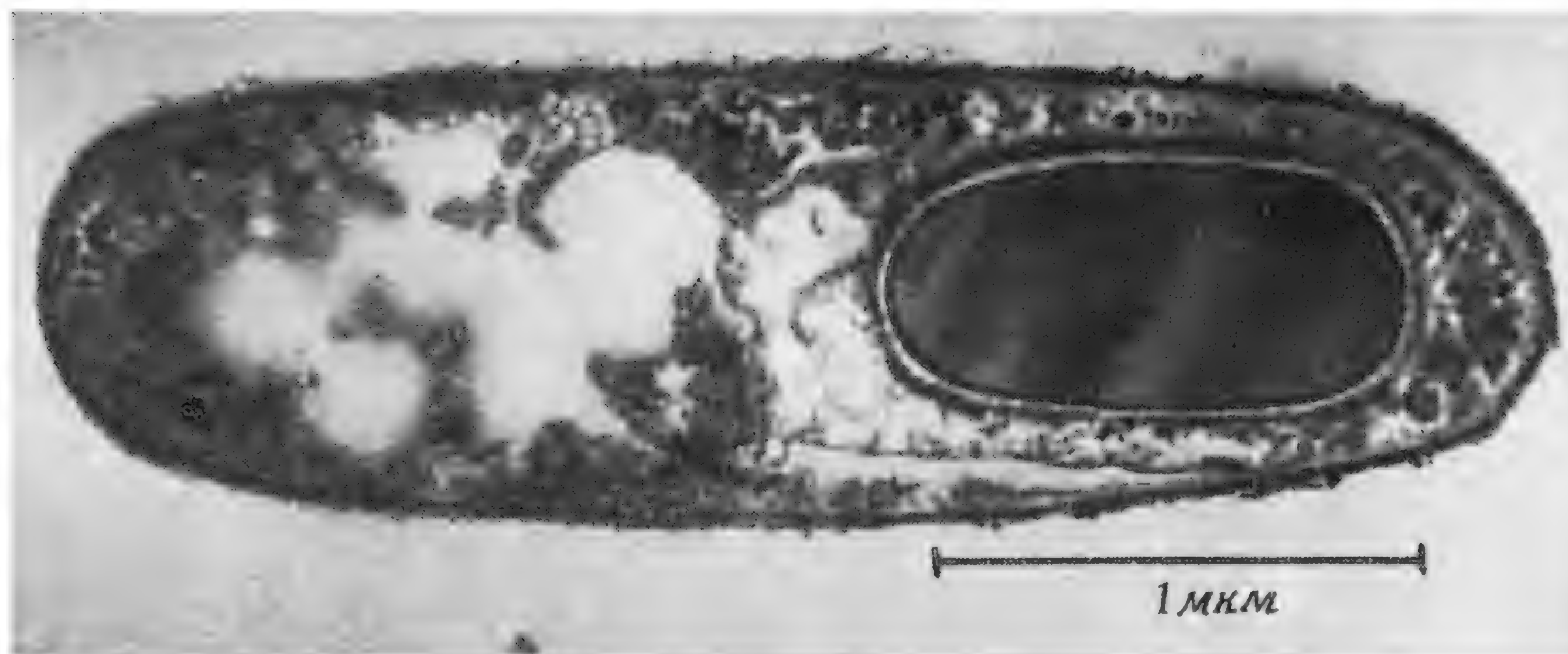


Рис. 173. Почти зрелая спора в клетке *Bacillus cereus*.

Видны три оболочки споры. Большие белые образования слева — вакуолевидные включения (электронная микрофотография ультратонкого среза).

теза или хемосинтеза; остальные питаются, как сапрофиты или паразиты. Большая часть бактерий, подобно животным, *аэробы* и использует в процессе дыхания атмосферный кислород. Другие бактерии могут расти и размножаться в отсутствие свободного кислорода, получая энергию в процессе анаэробного расщепления углеводов или аминокислот и накапливая различные частично окисленные промежуточные продукты — спирт, глицерин или молочную кислоту. Некоторые из таких бактерий, называемые *облигатными анаэробами*, растут только в отсутствие кислорода; при наличии молекулярного кислорода они быстро погибают. Другие, называемые *факультативными анаэробами*, развиваются одинаково хорошо как в присутствии, так и в отсутствие кислорода.

Различные виды бактерий могут использовать в качестве источника энергии почти любые органические соединения — не только питательные вещества, как сахара, аминокислоты и жиры, но и продукты выделения, например мочевину и мочевую кислоту, содержащиеся в моче, и вещества, входящие в состав экскрементов. Один из видов бактерий может использовать в качестве питательного субстрата даже пенициллин, убивающий многие бактерии.

Ферментативное анаэробное расщепление углеводов называется *брожением*, а ферментативное анаэробное расщепление белков и аминокислот — *гниением*. Отвратительный запах разлагающихся пищевых продуктов и растительных или животных организмов обусловлен азот- и серусодержащими веществами, образующимися при гниении. Соединения, представляющие собой продукты жизнедеятельности

бактерий одного типа, могут служить источником энергии для бактерий другого типа. Значение бактерий в круговороте углерода, азота и других веществ рассматривалось выше. Без бактерий все имеющиеся на Земле атомы углерода и азота оказались бы связанными в телах погибших растений и животных и жизнь прекратилась бы из-за недостатка сырья для синтеза новых клеточных компонентов.

Чистую культуру одного вида бактерий можно получить методом *серийного разведения*. Кусочек почвы, экскрементов, крови или мокроты смешивают с большим количеством питательной среды, а затем небольшую часть этой смеси переносят в другую пробирку, содержащую такое же количество питательной среды. После многократного повторения этой процедуры в конце концов можно получить пробирку с одной бактерией. Описанные разведения надо производить быстро, чтобы предотвратить рост бактерий в период между переносами. В результате инкубации последних пробирок в каждой из них развиваются бактерии, являющиеся потомством одной-единственной клетки, — это и есть *чистая культура*.

Другой метод приготовления чистых культур основан на том, что в твердой среде бактерии не могут распространяться на большие расстояния. Приготавливают питательную среду, содержащую *агар* — добываемое из водорослей вещество, несколько напоминающее желатину. Среду стерилизуют в автоклаве и охлаждают до тех пор, пока она не начнет затвердевать. Исследуемую каплю экскрементов, мокроты или крови смешивают с агаризованной средой и наливают смесь тонким слоем в плоскую стек-

лянную чашку с крышкой. При охлаждении среда затвердеет, и находящиеся в ней бактерии останутся на своих местах. Они будут свободно размножаться, но образующиеся дочерние клетки будут группироваться на небольшом участке, формируя колонию, хорошо различимую невооруженным глазом. При помощи стерильной проволочной петли часть колонии переносят на чашку со свежей питательной средой и инкубируют.

Бактерии можно определять по их морфологическим признакам, по цвету колоний, а также методом окраски по Граму (метод, предложенный датским врачом Грамом). Наиболее важными следует считать, очевидно, биохимические методы идентификации бактерий на основании природы веществ, необходимых для их роста, или природы образуемых ими продуктов. Кишечная палочка *Escherichia coli* — обычный обитатель кишечника человека, чего отнюдь нельзя сказать о тифозных палочках и о *Shigella* — бациллах, делающих пищу ядовитой. Морфологически эти безвредные и патогенные бациллы неразличимы, однако они различны биохимически: кишечная палочка способна сбраживать лактозу, а два других вида этой способностью не обладают.

Ряд веществ, образуемых различными бактериями в результате обмена веществ, весьма ценен для человека. Многие отрасли промышленности частично или целиком зависят от жизнедеятельности бактерий. Бактерии образуют большие количества таких важных химических соединений, как этиловый спирт, уксусная кислота, бутиловый спирт и ацетон. Без участия бактерий невозможны процессы, происходящие при сушке табачных листьев, подготовке кожи для дубления, мацерации волокон льна и пеньки при изготовлении полотна и канатов. Бактерии используются также при производстве масла, сыра, кислой капусты, обработке каучука, хлопка, шелка, кофе и какао.

Человек использует бактерии и для обработки сточных вод: при медленном пропускании сточных вод над гравием и песком твердые частицы оседают и под действием разных бактерий превращаются в материал, который после высушивания используется как удобрение. По мере того как вода просачивается сквозь песок и гравий, болезнетворные бактерии погибают и перевариваются гнилостными бактериями.

Бактерии являются возбудителями не только болезней животных и человека, но вызывают также ряд болезней растений; некоторые из них поражают растения, имеющие большое

хозяйственное значение. Из болезней растений, вызываемых бактериями, широко распространен ожог, поражающий яблони, груши и другие плодовые. Бактерии проникают в дерево через поврежденные участки или через цветок, интенсивно размножаются и убивают клетки дерева так быстро, что создается впечатление ожога. Вокруг пораженного участка образуется клейкая жидкость, содержащая бактерии. Насекомые переносят капли этой жидкости на другие деревья и вызывают их заражение.

Некоторые овощные культуры как в поле, на корню, так и при хранении поражаются бактериями, вызывающими *мягкую гниль*. У растений капусты наблюдается бактериальная болезнь — *черная гниль*. Многие растения служат хозяевами для бактерий-паразитов, вызывающих образование *корончатых галлов*.

143. СЛОЕВЦОВЫЕ (Thallophyta)

Существует несколько различных систем классификации слоевцовых. Мы здесь выбрали одну из общепринятых систем, согласно которой различают 7 типов водорослей и 3 типа грибов. Одним из основных принципов классификации водорослей и грибов служит способ размножения. За исключением сине-зеленых водорослей и, быть может, некоторых бактерий, все эти организмы в определенный период своего жизненного цикла размножаются половым способом.

В основе полового размножения лежат два процесса: особого рода деление ядер — *мейоз*, в результате которого число хромосом из диплоидного становится гаплоидным, и *оплодотворение* — слияние двух гаплоидных гамет с образованием диплоидной зиготы. Слияние гамет и мейоз — это веки, разделяющие жизнь растения на две фазы. В первой фазе, характеризующейся наличием диплоидных клеток, происходит развитие растения с момента слияния гамет до мейоза; во второй фазе, отличающейся наличием гаплоидных клеток, — развитие растения от мейоза до слияния гамет (рис. 174). У многих водорослей и у некоторых грибов ядро зиготы делится путем мейоза. Таким образом, одна лишь зигота представляет собой диплоидную клетку, а гаплоидная фаза может быть как одноклеточной, так и многоклеточной. В цикле развития всех высших растений и некоторых водорослей и грибов зигота делится путем *митоза* — обычного клеточного деления, приводящего к образованию дочерних клеток с тем же числом хромосом, что и у материнской клетки. Диплоидная фаза у таких расте-

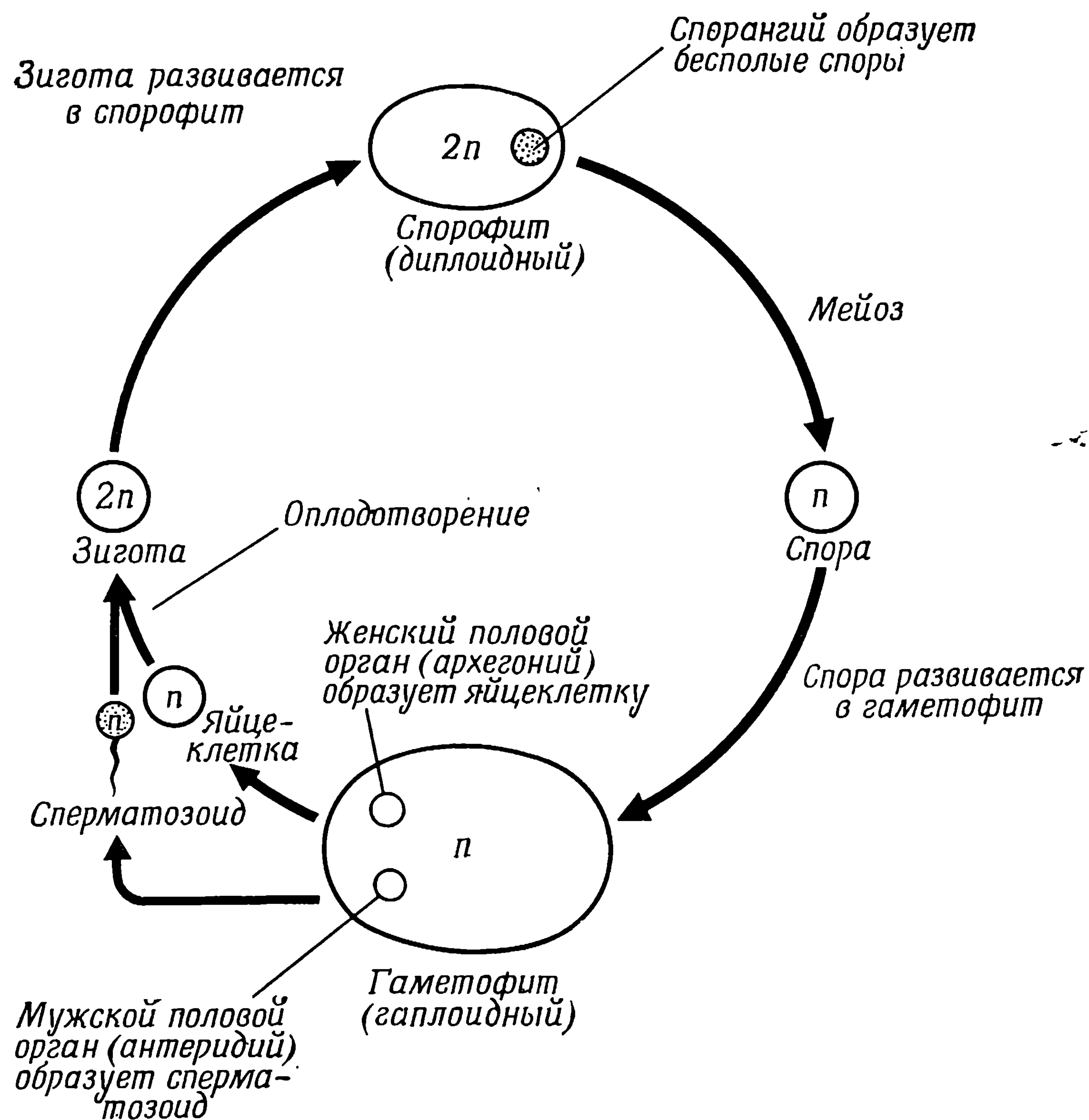


Рис. 174. Схематическое изображение смены диплоидного (спорофит) и гаплоидного (гаметофит) поколений у растений.

ний — это зигота и все клетки, образующиеся из нее путем митоза. В конце концов некоторые из этих клеток делятся мейотически, производя гаплоидные споры, которые в свою очередь делятся митотически и образуют многоклеточное гаплоидное поколение. Последнее завершает жизненный цикл, образуя гаметы, которые сливаются в зиготу. Диплоидное поколение, продуцирующее споры, называют *спорофитом*, а гаплоидное поколение, формирующее гаметы, — *гаметофитом*. У большинства растений цикл развития характеризуется сменой поколений — гаплоидное поколение, образующее гаметы, сменяется диплоидным, дающим споры. В процессе эволюции этот основной тип цикла развития остался неизменным, однако вегетативные и репродуктивные органы подверглись глубоким изменениям; изменялись также относительные размеры этих двух поколений и их пищевые взаимоотношения.

144. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

В пределах одного из типов современных растений — зеленых водорослей — имеются виды, которые можно расположить в определенной последовательности, показывающей, ка-

ким путем могла идти эволюция. Все же и после изучения этих видов остается неясным, действительно ли половое размножение впервые возникло у зеленых водорослей и действительно ли эволюция пола происходила именно таким образом.

Простейшие зеленые водоросли, например *Protococcus*, размножаются только бесполым путем — простым делением клеток. У большинства других зеленых водорослей при бесполом размножении вегетативная клетка превращается в одну или более специализированных репродуктивных клеток, называемых *зооспорами*. Каждая зооспора снабжена одним или несколькими жгутиками и хорошо приспособлена к тому, чтобы обеспечить распространение вида.

Вегетативная клетка *Chlamydomonas*, встречающаяся в прудах, озерах и влажной земле, имеет два жгутика и защищена прочной целлюлозной стенкой. В каждой клетке находится по одному чашевидному хлоропласту, который содержит *пиреноид*, принимающий участие в образовании крахмала; кроме того, в клетке имеется «глазок» (красное пигментное пятно) и две сократительные вакуоли, лежащие вблизи оснований двух жгутиков.

Рис. 175. Цикл развития зеленой водоросли *Chlamydomonas*.

Слева — бесполое размножение; справа — стадии полового размножения; внутри круга — увеличенное изображение отдельной клетки водоросли, позволяющее рассмотреть ее строение.

1 — жгутик; 2 — пульсирующая вакуоль; 3 — ядро; 4 — уплотненная цитоплазма; 5 — хлоропласт; 6 — пиреноид; 7 — клеточная стенка; 8 — пигментное пятно; 9 — плазменная мембрана.

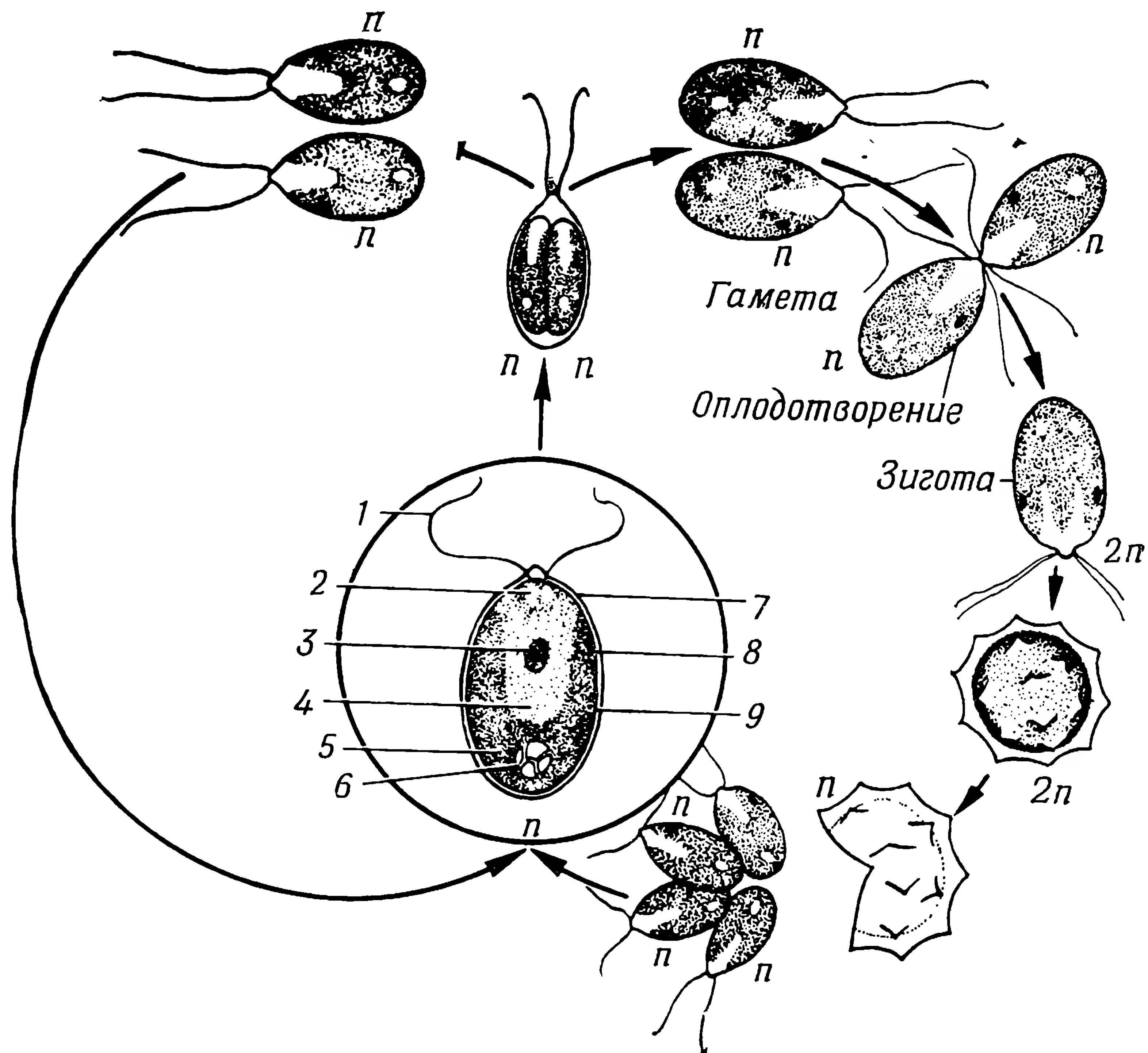
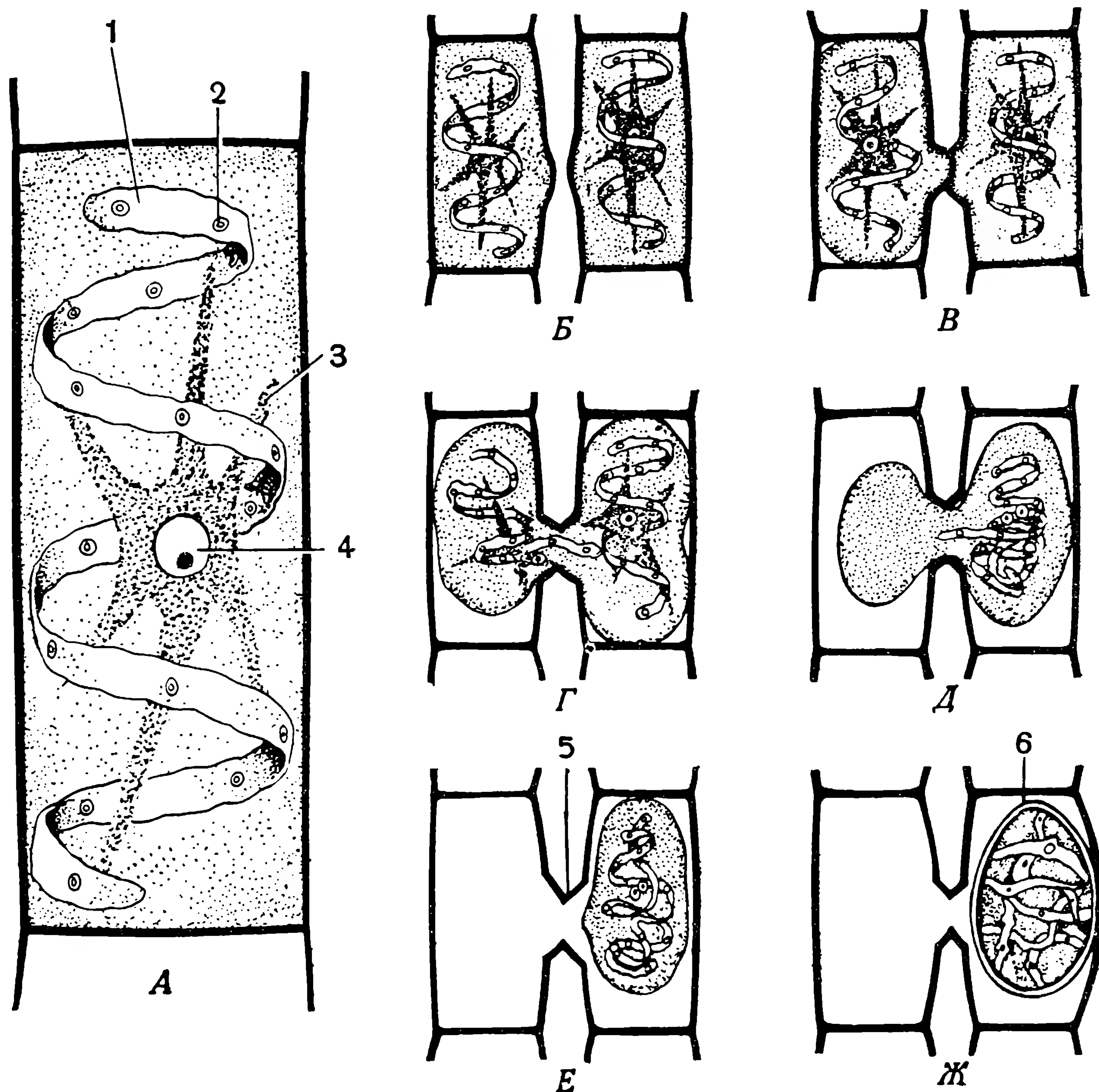


Рис. 176. Зеленая водоросль спирогира.

А. Отдельная клетка нити. Б — Ж. Стадии полового размножения.

1 — хлоропласт; 2 — пиреноид; 3 — цитоплазматические тяжи; 4 — ядро; 5 — конъюгационная трубка; 6 — зигота.



Такая клетка при бесполом размножении делится с образованием внутри целлюлозной стенки зооспор в количестве от 2 до 8. В результате разрыва этой стенки зооспоры освобождаются и плывут в разные стороны, представляя собой самостоятельные растения. Время от времени происходит половое размножение: клетка делится, образуя от 8 до 32 гамет, которые напоминают зооспоры или взрослые клетки, но мельче по размеру (рис. 175). Две из этих гамет сливаются, начиная с места отхождения жгутиков, и образуют зиготу. Сначала у зиготы имеется 4 жгутика (по 2 от каждой гаметы), но со временем они исчезают. Клетка округляется, выделяет толстую клеточную стенку и может в таком состоянии переносить длительные периоды неблагоприятных внешних условий. Как только условия вновь становятся подходящими для роста, зигота делится мейотически с образованием четырех клеток, клеточная стенка растрескивается, у освободившихся таким образом клеток появляются жгутики и они становятся независимыми растениями.

Половое размножение *Chlamydomonas* носит чрезвычайно примитивный характер, так как ее гаметы — неспециализированные клетки, внешне ничем не отличающиеся от зооспор и взрослых клеток. У большинства видов *Chlamydomonas* обе сливающиеся клетки идентичны по размеру и строению; такая форма размножения называется *изогамией*. У некоторых видов образуются гаметы двух родов, из которых одни крупнее других, но все они имеют жгутики; в результате слияния двух разных по размерам гамет возникает зигота. Такая форма размножения называется *гетерогамией*.

Другой примитивный тип полового размножения наблюдается у спирогиры, состоящей из длинных нитей гаплоидных клеток, соединенных концами. Осенью, когда обычно происходит размножение, две нити располагаются рядом, параллельно друг другу, и клетки, лежащие одна против другой, образуют направленные друг к другу куполообразные выросты (рис. 176). Эти выросты увеличиваются, сливаются и превращаются в трубку, связывающую обе клетки друг с другом. Одна из клеток округляется, медленно перетекает по трубке и соединяется с другой клеткой. Затем ядра обеих клеток сливаются, и оплодотворение завершается. Образовавшаяся клетка, или зигота, окружается толстой клеточной стенкой и в таком виде может провести зиму. Весной зигота делится мейотически и образует четыре гаплоидных ядра, из которых три ядра дегенерируют. Четвертое ядро сохраняется и после

разрыва толстой стенки делится митотически, давая начало новой гаплоидной нити. Половое размножение спирогиры примитивно, так как в нем участвуют неспециализированные клетки (любая клетка одной нити может слиться с клеткой соседней нити), ничем не отличающиеся друг от друга (изогамия).

На примере другой нитчатой зеленой водоросли, *Ulothrix*, можно проследить следующую предполагаемую ступень в эволюции полового размножения. У этого растения каждая гаплоидная вегетативная клетка в нитевидной цепи содержит один хлоропласт, напоминающий по форме воротничок, и несколько пиреноидов. При делении одной клетки образуются 8 зооспор, каждая из которых несет по 4 жгутика; зооспоры освобождаются и в дальнейшем дают начало новым нитям (рис. 177). Одна из клеток нити может претерпевать несколько делений, в результате чего формируются многочисленные мелкие одинаковые гаметы, напоминающие зооспоры, но отличающиеся от них наличием двух жгутиков вместо четырех.

Как и у *Chlamydomonas*, две из этих свободно плавающих форм сливаются и образуют зиготу, имеющую первоначально четыре жгутика. Проплавав некоторое время, зигота теряет жгутики, выделяет толстую клеточную стенку и в таком виде способна противостоять холоду и высыханию. В дальнейшем зигота делится мейотически и дает начало четырем клеткам. Последние в конце концов освобождаются от стенки старой зиготы и развиваются в новые нити. Таким образом, у *Ulothrix* половое размножение изогамное и происходит путем слияния двух одинаковых клеток, но эти клетки специализированы и отличаются от обычных вегетативных клеток.

Половое размножение, наблюдаемое у другой нитчатой водоросли, *Oedogonium*, представляет собой, по-видимому, третью ступень эволюции. Клетки, сливающиеся с образованием зиготы, *неодинаковы*: одна из них округлая, неподвижная, богатая запасными веществами *яйцеклетка*, другая — небольшой подвижный *сперматозоид* (рис. 178). Половое размножение путем слияния неодинаковых гамет, называемое *гетерогамией*, характерно для большинства высших растений. Любая вегетативная клетка может превратиться либо в *овогоний* — клетку, образующую *яйцеклетку*, либо в *антеридий*, образующий *сперматозоиды*. Клетки, формирующие яйцеклетки, — крупные и шарообразные; их протоплазма отходит от твердой клеточной стенки и образует округлую, неподвижную яйцеклетку, переполненную питательными веществами.

Рис. 177. Зеленая водоросль *Ulothrix*.

А. Вегетативная нить. Б. Бесполое размножение водоросли при помощи зооспор. В. Половое размножение путем образования гамет и слияния двух гамет в зиготу.

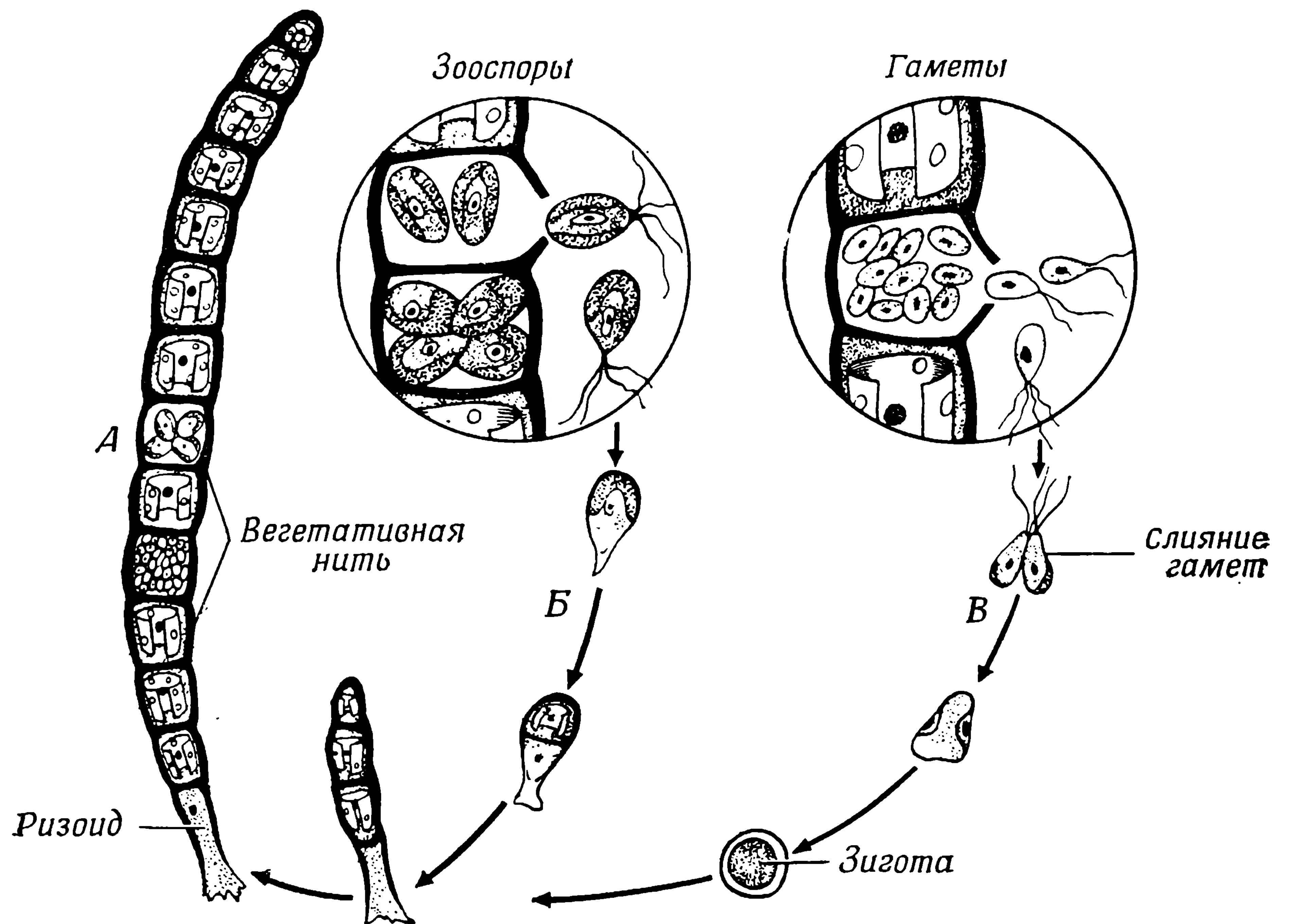
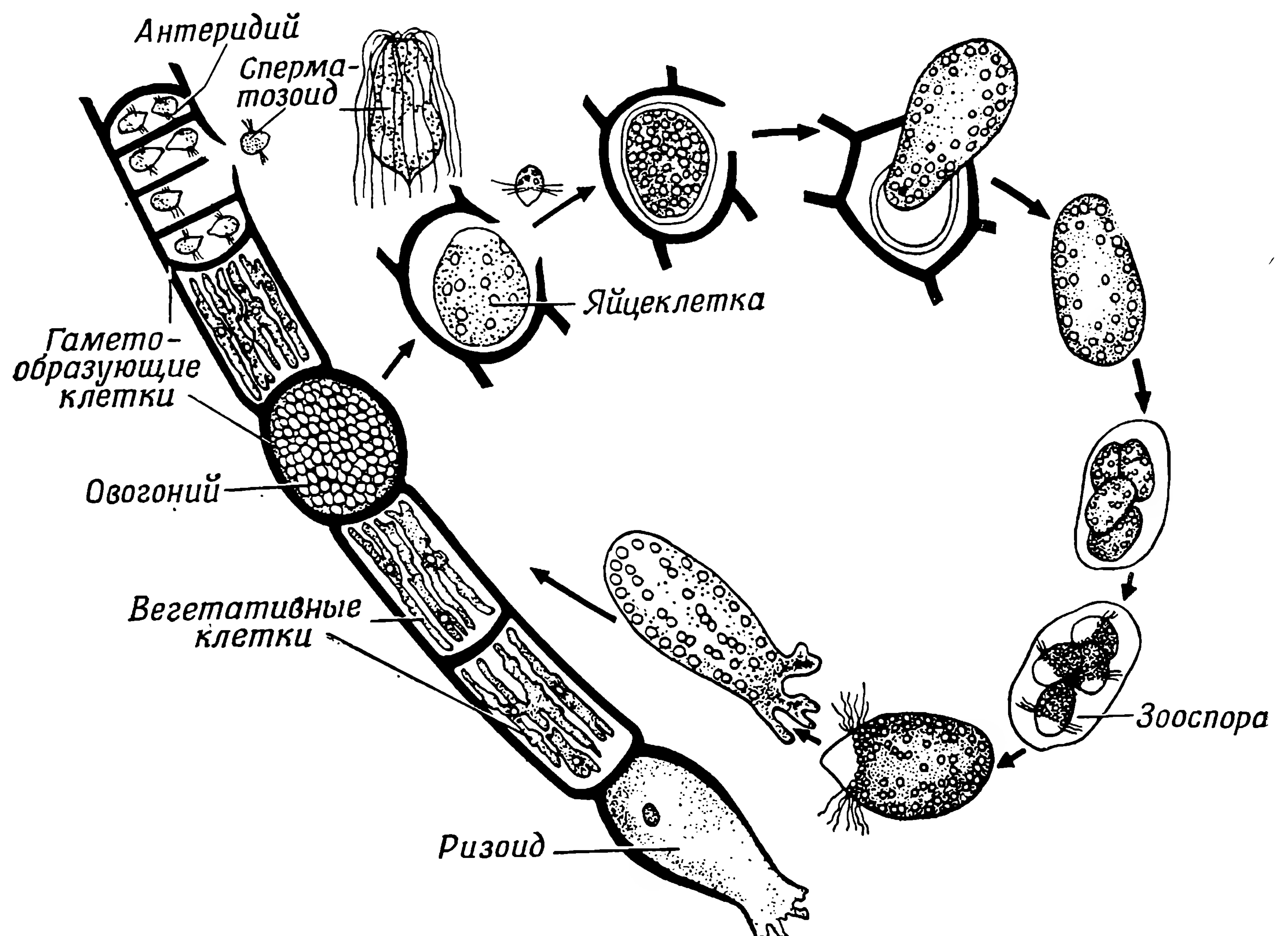


Рис. 178. Схема строения нити зеленой водоросли *Oedogonium* и ее полового размножения, при котором происходит образование различных друг от друга яйцеклеток и сперматозоидов.



В результате многократного деления другой вегетативной клетки образуется ряд коротких дисковидных клеток, дающих сперматозоиды. При этом протоплазма каждой из таких клеток делится и дает два небольших сперматозоида, несущих на переднем конце венчик жгутиков (рис. 178). Сперматозоид подплывает к яйцеклетке, привлекаемый химическими веществами, которые она выделяет. Через разрыв в клеточной стенке сперматозоид проникает в яйцеклетку и сливается с последней. И яйцеклетка, и сперматозоид гаплоидны, и при их слиянии образуется диплоидная зигота. Зигота выделяет вокруг себя толстую клеточную стенку, и в такой форме она может переносить периоды, неблагоприятные для роста. В конце концов зигота претерпевает мейоз с образованием четырех гаплоидных клеток, каждая из которых несет на переднем конце венчик жгутиков и напоминает зооспоры — клетки, служащие для бесполого размножения. Зооспоры как полового, так и бесполого происхождения прорастают, делятся и дают новую нить *Oedogonium*.

С последней ступенью эволюции полового размножения можно ознакомиться при изучении других водорослей, например *Volvox*, а также высших растений и животных, у которых специализированные гаметы продуцируются только специализированными клетками тела — половыми органами, а не вегетативными клетками, как у *Ulothrix* или *Oedogonium*. *Volvox* — колонциальная водоросль, имеющая форму полого шара, который состоит из клеток, несущих каждая по два жгутика и связанных с соседними клетками тонкими нитями протоплазмы. В одной такой колонии может быть до 40 000 клеток, большинство которых одинаково и несет только вегетативные функции. Небольшого размера подвижные сперматозоиды с двумя жгутиками образуются только особыми органами — антеридиями (этот термин применяют также для обозначения органов высших растений, продуцирующих сперматозоиды). Единственная крупная неподвижная яйцеклетка формируется внутри особого органа — овогонии (рис. 179).

Покинув антеридий, подвижный сперматозоид подплывает к яйцеклетке; в результате их слияния получается диплоидная зигота; вокруг зиготы образуется толстая клеточная стенка, способная защитить ее от неблагоприятных внешних воздействий. При прорастании зигота делится мейотически с образованием гаплоидных клеток. Последние после ряда митотических делений дают начало новой колонии. У одних видов *Volvox* в одной и той же колонии

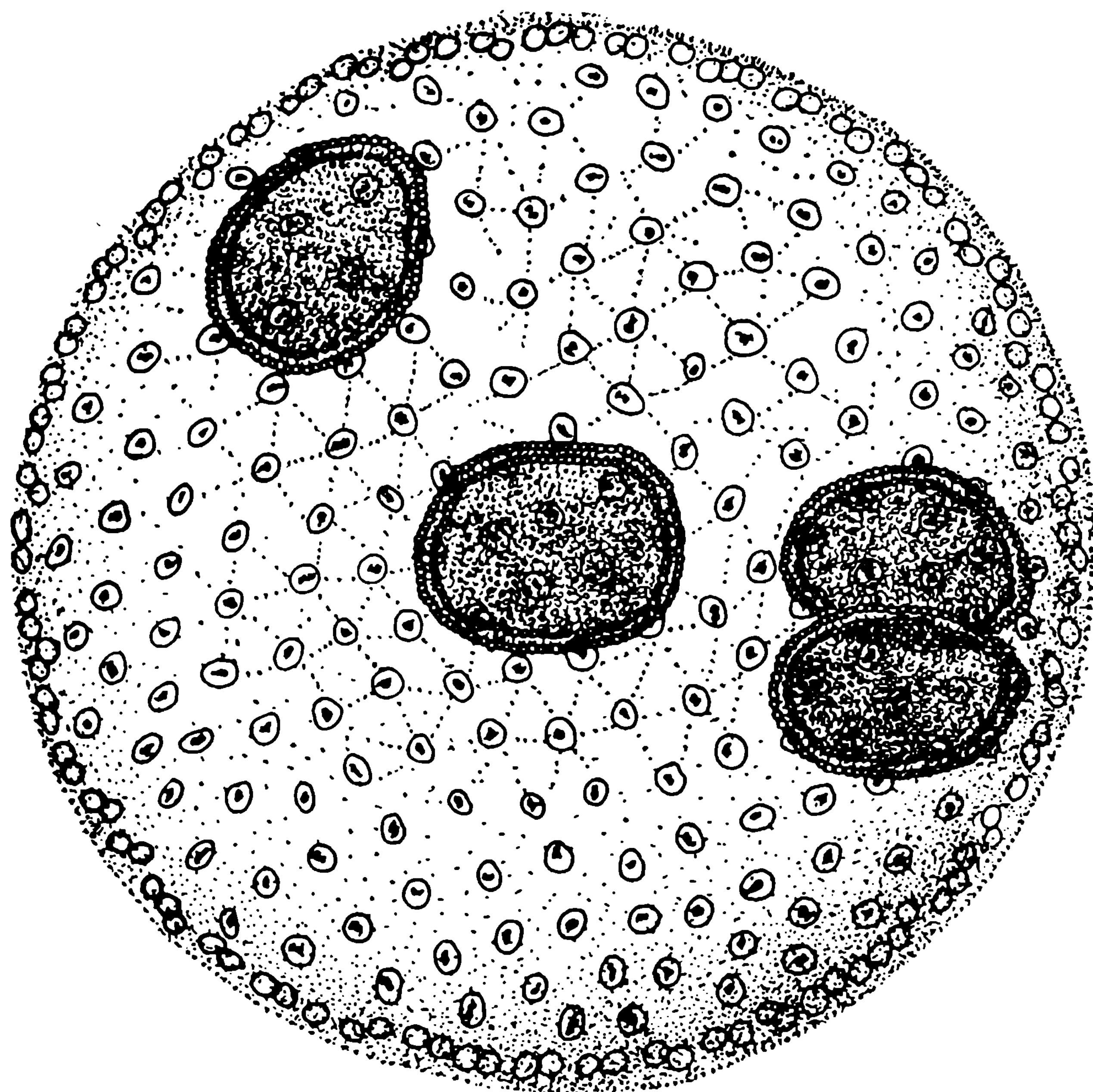


Рис. 179. Колонциальная зеленая водоросль *Volvox*.

Число клеток в колонии может достигать 40 тысяч, причем большинство их выполняет только вегетативные функции. В антеридиях образуются небольшие сперматозоиды, а в особом органе — овогонии — образуется одна крупная неподвижная яйцеклетка.

имеются и антеридии и овогонии; у других же видов в каждой колонии имеются либо только антеридии, либо только овогонии, и в зависимости от этого она называется «мужской» или «женской». У таких форм эволюция полового размножения дошла до стадии дифференциации полов.

Эволюция шла, таким образом, по разным направлениям, каждое из которых привело к различного рода специализации. Первое направление — переход от формирования одинаковых гамет (изогамия) к формированию разных гамет (гетерогамия); это дает явные преимущества, способствующие выживанию вида: многочисленность и подвижность сперматозоидов обеспечивают их встречу с яйцеклеткой, а большие размеры и запасы питательных веществ яйцеклетки обеспечивают питанием зиготу до тех пор, пока она не станет способной к самостоятельному питанию. Второе направление эволюции — специализация клеток колонии или многоклеточного тела, с тем чтобы одни клетки выполняли только вегетативные функции, а другие — только репродуктивные. Третье направление развития привело к дифференциации полов. У рассмотренных примитивных растений одно и то же растение может размножаться как половым, так и бесполом путем

в зависимости от окружающих условий. Четвертое направление эволюции привело к удержанию оплодотворенной неподвижной яйцеклетки в организме материнского растения. У наиболее высокоорганизованных водорослей и у всех высших растений наблюдается четко выраженное и регулярное чередование поколений растений, размножающихся половым путем, и поколений размножающихся бесполом путем — спорами. Возникновение такой смены поколений — результат пятого направления эволюции, начало которого следует искать у зеленых водорослей. Так, «морской салат» *Ulva* представлен растениями двоякого рода, идентичными по размерам и строению. Однако

одни из этих растений — диплоидные спорофиты, образующие путем мейоза гаплоидные зооспоры, которые развиваются в гаплоидные гаметофиты. Эти последние (вторая форма) продуцируют гаметы, сливающиеся с образованием диплоидной зиготы, которая развивается в диплоидный спорофит.

Под *циклом развития* данного вида понимают биологические процессы развития, протекающие в период между определенной стадией жизненного пути организма и той же стадией жизненного пути его потомства. У бактерий, сине-зеленых водорослей и протококковых, размножающихся путем простого деления, цикл развития крайне прост. Нитчатые зеленые водо-

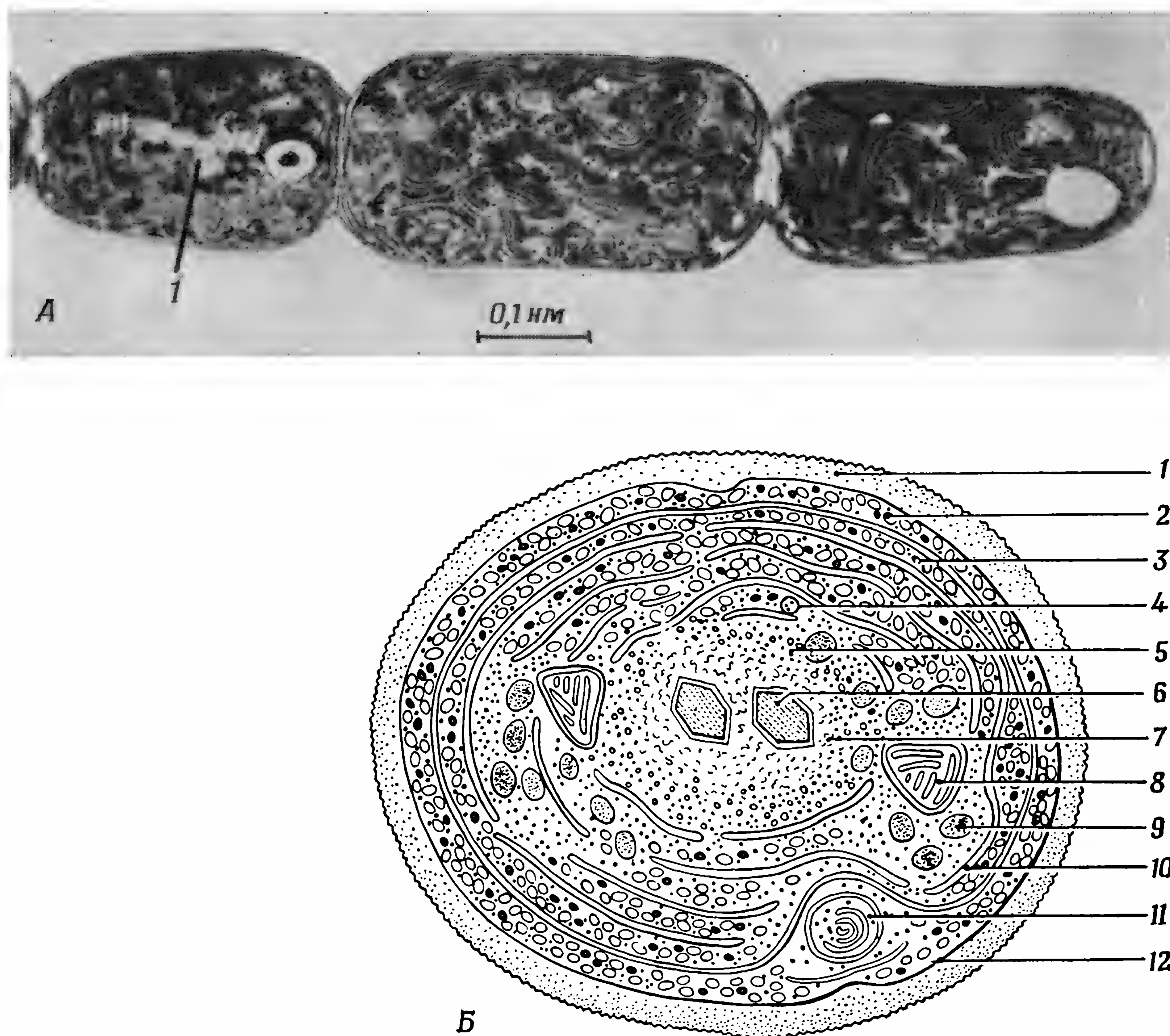


Рис. 180. Сине-зеленые водоросли.

А. Электронная микрофотография *Anabaena*. Материал с низкой плотностью — ядерное вещество (1, обратите внимание на отсутствие ядерной оболочки). Мембранные структуры в цитоплазме — функциональные эквиваленты хлоропластов. Б. Схема строения клетки сине-зеленой водоросли, свидетельствующая о его существенном сходстве со строением бактерий.

1 — клеточная стенка; 2 — α-гранула; 3 — β-гранула; 4 — рибосомы; 5 — липидная гранула; 6 — белковое тело; 7 — нить ДНК; 8 — структурная гранула; 9 — запасные питательные вещества; 10 — элемент фотосинтетического аппарата (ламелла); 11 — ламелласома; 12 — клеточная мембрана.

росли, например *Ulothrix*, на протяжении большей части цикла своего развития представляют собой колонии гаплоидных клеток, размножающихся бесполом путем. Митотические деления этих клеток приводят к образованию либо новых вегетативных клеток нити, либо гаплоидных гамет, либо — при бесполом размножении — гаплоидных зооспор, которые после ряда делений дают начало новым гаплоидным колониям. Единственная диплоидная клетка — это зигота, которая делится мейотически, образуя гаплоидные вегетативные клетки.

У *Ulva* и у высших растений зигота делится митотически и возникает диплоидный спорофит, который в свою очередь продуцирует гаплоидные споры, дающие гаплоидный гаметофит. Такой цикл развития более сложен и явно связан со сменой поколений. Некоторые паразитические растения, например ржавчина пшеницы и пузырчатая ржавчина веймутовой сосны, характеризуются особенно сложным циклом развития, связанным со сменой двух растений-хозяев.

145. СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Cyanophyta)

Сине-зеленые водоросли, включающие около 2500 видов, относятся, по-видимому, к наиболее примитивным из всех существующих хлорофиллсодержащих растений. Древнейшие из найденных до настоящего времени ископаемых растений были, очевидно, сине-зелеными водорослями. Хлорофилл сине-зеленых водорослей не сосредоточен в хлоропластах, а разбросан в виде мелких зерен по цитоплазме (рис. 180). Помимо хлорофилла, каротина и ксантофилла, сине-зеленые водоросли содержат синий пигмент — *фикоцианин*. Углеводы запасаются у них в виде особого крахмала, встречающегося только у этих водорослей. Сине-зеленые водоросли покрыты липкой студенистой наружной оболочкой, выделяемой их клетками.

Сине-зеленые водоросли встречаются в пресной воде прудов и луж. Иногда их так много, что они окрашивают воду и придают ей неприятный вкус и запах. Другие виды обитают в горячих ключах или в океане. Время от времени представители рода *Trichodesmium*, содержащие красный пигмент, накапливаются в Красном море в таком количестве, что вода приобретает красную окраску. Некоторые сине-зеленые водоросли обитают на поверхности почвы и камней, в сырых, затененных местах.

Имеется несколько одноклеточных видов сине-зеленых водорослей, но обычно они представляют собой длинные многоклеточные нити.

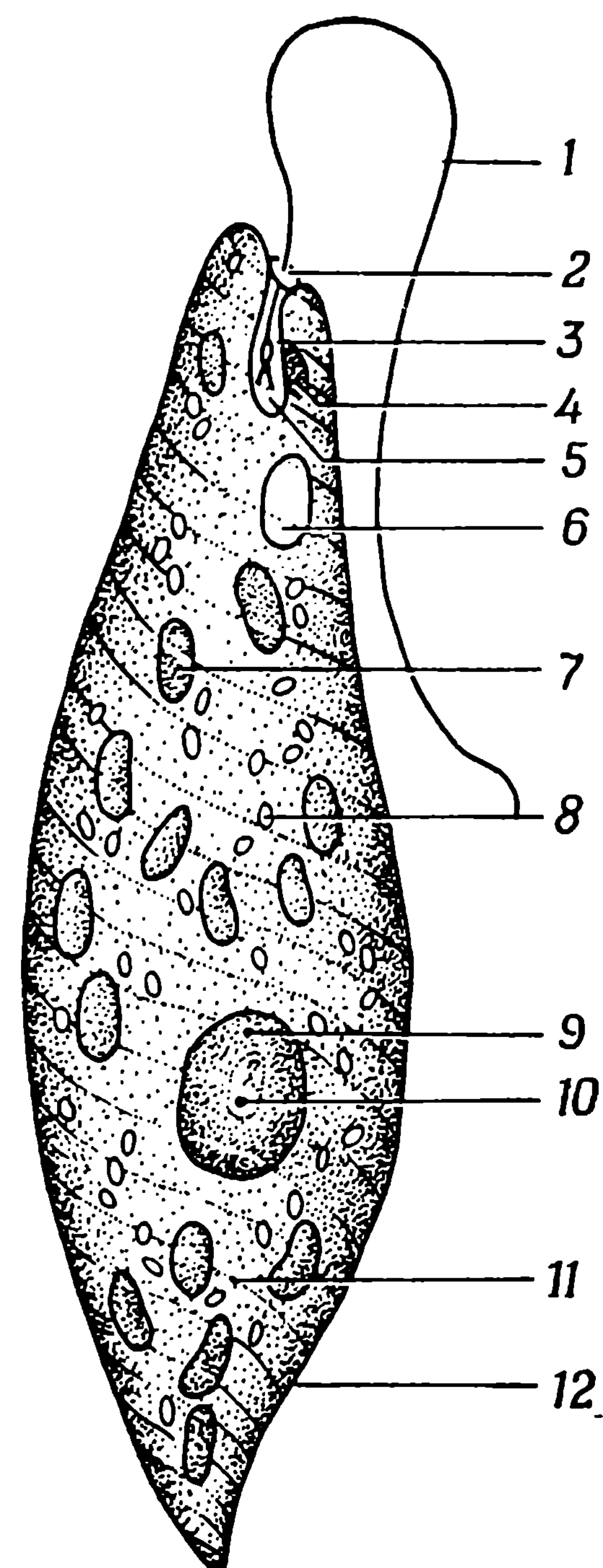


Рис. 181. Схема строения эвглены.

Ботаники относят эти одноклеточные организмы к типу Euglenophyta, а зоологи — к отряду Euglenoidina, классу Flagellata (жгутиковые).

1 — жгутик; 2 — ротовое отверстие; 3 — цитофаринкс (глотка); 4 — глазное пятно; 5 — резервуар; 6 — сократительная вакуоль; 7 — хлоропласт; 8 — амилоидные тельца; 9 — ядро; 10 — ядрышко; 11 — сократимые волокна; 12 — пелликула.

Сине-зеленые водоросли лишены жгутиков, но некоторые нитевидные формы способны производить медленные колебательные движения.

146. ЭВГЛЕНОВЫЕ (Euglenophyta)

Классификация группы, в которую входит одноклеточная водоросль эвглена и родственные ей виды, связана с большими трудностями, поскольку ее представители обладают свойствами и животных и растений. Ботаники считают их водорослями и выделяют в особый тип Euglenophyta. Зоологи же относят их к отряду Euglenoidina, классу Flagellata, типу Protozoa. Эвгленовые — более высокоорганизованные растения, чем сине-зеленые водоросли, так как у них имеется ясно выраженное, легко окрашивающееся ядро, а хлорофилл не рассеян в зернах, но локализован в хлоропластах, как у высших растений. Все эвгленовые имеют 1 или 2 жгутика, при помощи которых они совершают активные плавательные движения (рис. 181). Эти организмы лишены наружной целлюлозной клеточной стенки. У основания жгутиков находятся глотка и глазок, окрашенный крас-

ным пигментом. Пигмент глазка — *астаксантин* — встречается, помимо эвглени, еще только у ракообразных; именно это вещество придает вареному раку красную окраску. Животные обычно запасают углеводы в виде гликогена, а растения — в виде крахмала. У эвгленовых запасным углеводом служит парамил, химически отличный как от крахмала, так и от гликогена. Эвгленовые, обладающие удивительной смесью признаков животного и растения, позволяют составить представление о первых живых организмах, существовавших еще до того, как произошло разделение на растения и животных.

Эвгленовые размножаются бесполом путем, простым делением клеток, однако у одного рода наблюдается половое размножение. Хотя эвглена очень богата хлорофиллом, она, очевидно, не может жить только за счет фотосинтеза. Она не может существовать в среде, содержащей только минеральные соли, но бурно развивается при внесении в среду небольшого количества аминокислот. Некоторые из 350 видов этого типа полностью автотрофны, другие являются истинными сапрофитами, для третьих характерно голозойное питание — они ловят и поедают другие организмы, т. е. питаются подобно типичным животным.

147. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Существует около 6000 видов зеленых водорослей. Они обитают в самых различных водоемах — от соленых до пресных. Большинство ботаников считает, что высшие растения развивались, по всей вероятности, из какой-то формы, весьма сходной с современными зелеными водорослями, так как у этих последних есть ряд черт, общих с высшими растениями. Клетка содержит обособленное ядро, окруженное оболочкой; пигменты (хлорофиллы *a* и *b*, каротин и ксантофилл) сосредоточены в хлоропластах; питательные вещества запасаются в виде крахмала; имеется целлюлозная клеточная стенка.

Некоторые виды зеленых водорослей обитают на суше в сырых, затененных местах — на коре деревьев, камнях, стенах домов. Один вид приспособился к жизни на снегу и даже на льду; у этого вида, помимо хлорофилла, имеется красный пигмент, и когда водоросли растут достаточно плотными колониями, то снег приобретает красноватый оттенок.

К числу многоклеточных пресноводных зеленых водорослей относится спирогира, образующая густые заросли в прудах и реках. Ряд морских многоклеточных форм встречается

близ уровня отлива и на глубине 6 м. Примером таких водорослей может служить «морской салат», достигающий в длину 30 см при толщине всего в две клетки. Это растение напоминает смятый лист зеленого целлофана. Некоторые тропические морские формы обладают утолщенными расчлененными телами размером с растение мха или папоротника, и их части внешне напоминают корни, стебли и листья высших растений. Широко распространенные неподвижные одноклеточные пресноводные зеленые водоросли относятся к *десмидиевым*. Большинство из них имеет симметричное, изогнутое или «кружевное» тело с перетяжкой посередине клетки; иногда они бывают покрыты шипами. Под микроскопом десмидиевые водоросли выглядят как снежинки.

Среди зеленых водорослей наиболее сложным строением обладают *харовые*, обитающие в пресноводных водоемах. Эти многоклеточные водоросли похожи на миниатюрные деревья. У харовых имеются образования, которые как по форме, так и по выполняемым функциям напоминают корни, стебли, листья и семена, но анатомически не имеют ничего общего с этими органами высших растений. Харовые обладают относительно более высокой организацией, чем другие зеленые водоросли, и поэтому некоторые систематики выделяют их в особый тип. Известно более 200 видов харовых.

148. ХРИЗОФИТЫ (Chrysophyta)

Тип Chrysophyta состоит из нескольких подгрупп, обычно объединяемых в три класса. Один класс — это *диатомовые* водоросли — микроскопические, обычно одноклеточные формы, встречающиеся в пресной и соленой воде и служащие важным источником пищи для животных. Диатомовые обладают рядом особенностей; их клеточные стенки содержат кремний и состоят из двух створок, входящих одна в другую, подобно дну и крышке коробки (рис. 182). Клеточные стенки диатомовых покрыты тонкими ребрышками, линиями и порами, характерными для каждого вида; образующиеся при этом узоры обладают либо радиальной, либо двусторонней симметрией. Многие из этих узоров находятся в пределах разрешающей способности хороших микроскопов и служат тест-объектами для определения качества линз. Диатомовые способны к медленному скользящему движению, производимому за счет течения протоплазмы по желобкам, имеющимся на поверхности клеточной стенки. Другая характерная черта диатомовых — отложение запасных питательных веществ преимущественно

в виде полисахарида *лейкозина* и *жира*, но не крахмала. Существует мнение, что нефть образовалась из жиров диатомовых, населявших Землю в далеком прошлом.

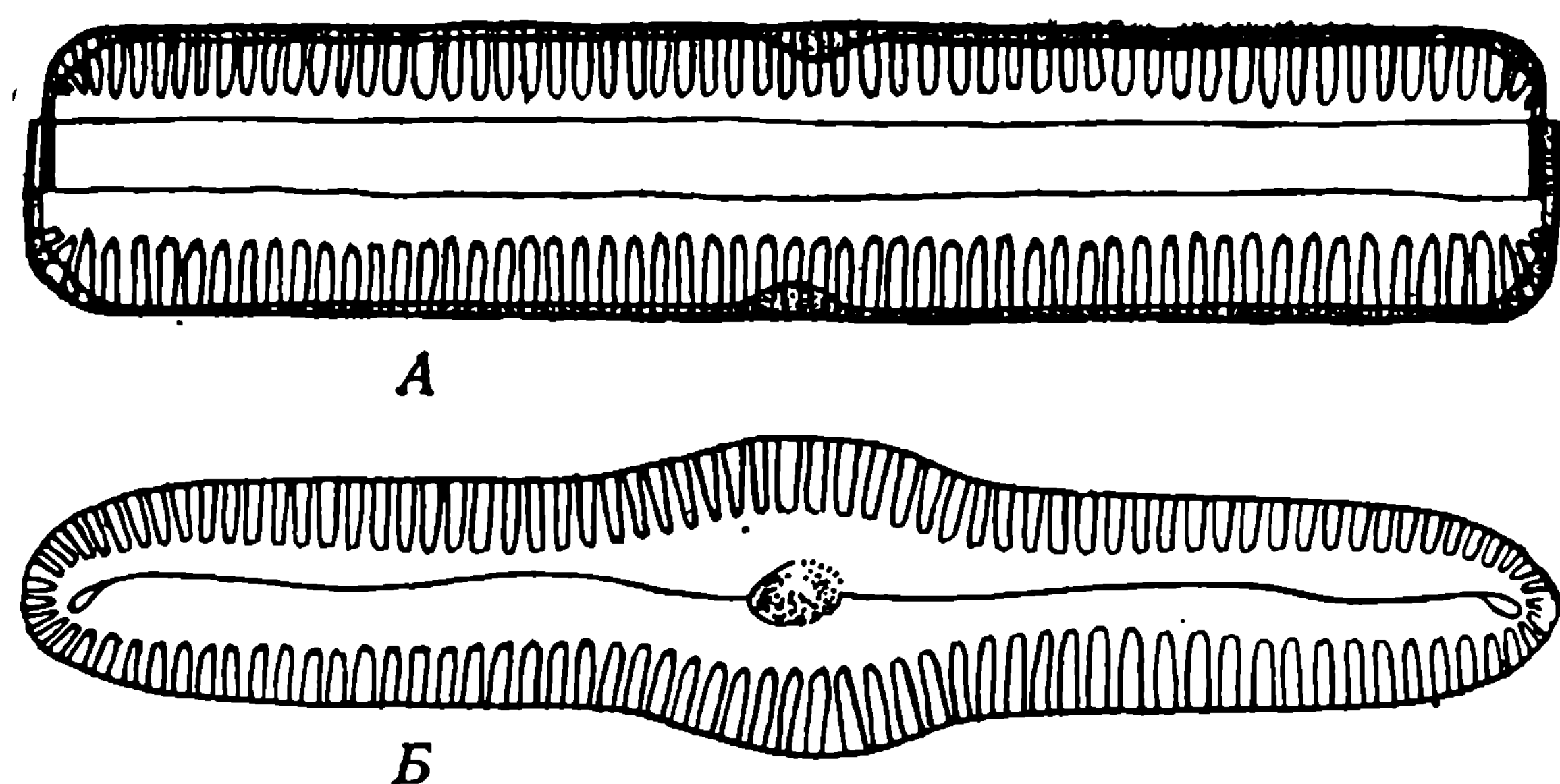


Рис. 182. Типичная диатомовая водоросль (сильно увеличена).

А. Вид сбоку. Б. Вид сверху. Обратите внимание на характерные тонкие линии на створках и на соотношение размеров верхней и нижней створок, позволяющее им входить одна в другую наподобие дна и крышки коробки.

Остатки клеточных стенок диатомовых, содержащих кремний, накапливались в виде осадков в океанах. В результате позднейших геологических поднятий эти отложения оказались на поверхности; эта так называемая *инфузорная земля* используется для производства изоляционного кирпича, фильтров и тонких шлифовальных материалов (различные виды зубной пасты содержат инфузорные земли). Некоторые отложения диатомовых в Калифорнии достигают толщины свыше 300 м.

Вероятно, три четверти всего синтезируемого органического вещества производится диатомовыми и динофлагеллятами. Диатомовые размножаются половым или бесполом путем. Деление клеток при бесполом размножении осложняется наличием твердых кремнийсодержащих стенок; после деления клетки и образования внутри старой клеточной стенки двух новых клеток между ними возникают две новые стенки, вплотную прилегающие друг к другу. Таким образом, каждая дочерняя клетка окружена двумя клеточными стенками, из которых одна происходит от материнской клетки, а другая образуется внутри старой. В результате каждое последующее поколение оказывается несколько мельче предыдущего, потому что каждая новая стенка образуется внутри старой. Наконец появляется особая клетка, которая сбрасывает клеточные стенки, растет и формирует две новые большие створки.

Для двух других классов — желто-зеленых (*Xanthophyceae*) и золотистых (*Chrysophyceae*) водорослей — также типично наличие пропитанной кремнием двустворчатой клеточной

стенки и богатых каротинами и ксантофиллами хлоропластов, которые придают этим водорослям желтую или золотистую окраску. В каждом из этих классов некоторые виды утратили в процессе эволюции хлорофиллы и другие пигменты; они представлены бесцветными формами, напоминающими жгутиковых или амёб.

149. ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ, ИЛИ ПИРРОФИТЫ (*Pyrrophyta*)

Динофлагелляты — одноклеточные водоросли, большая часть которых одета панцирем, состоящим из толстых сцепленных щитков. Все они подвижны, имеют по два жгутика,

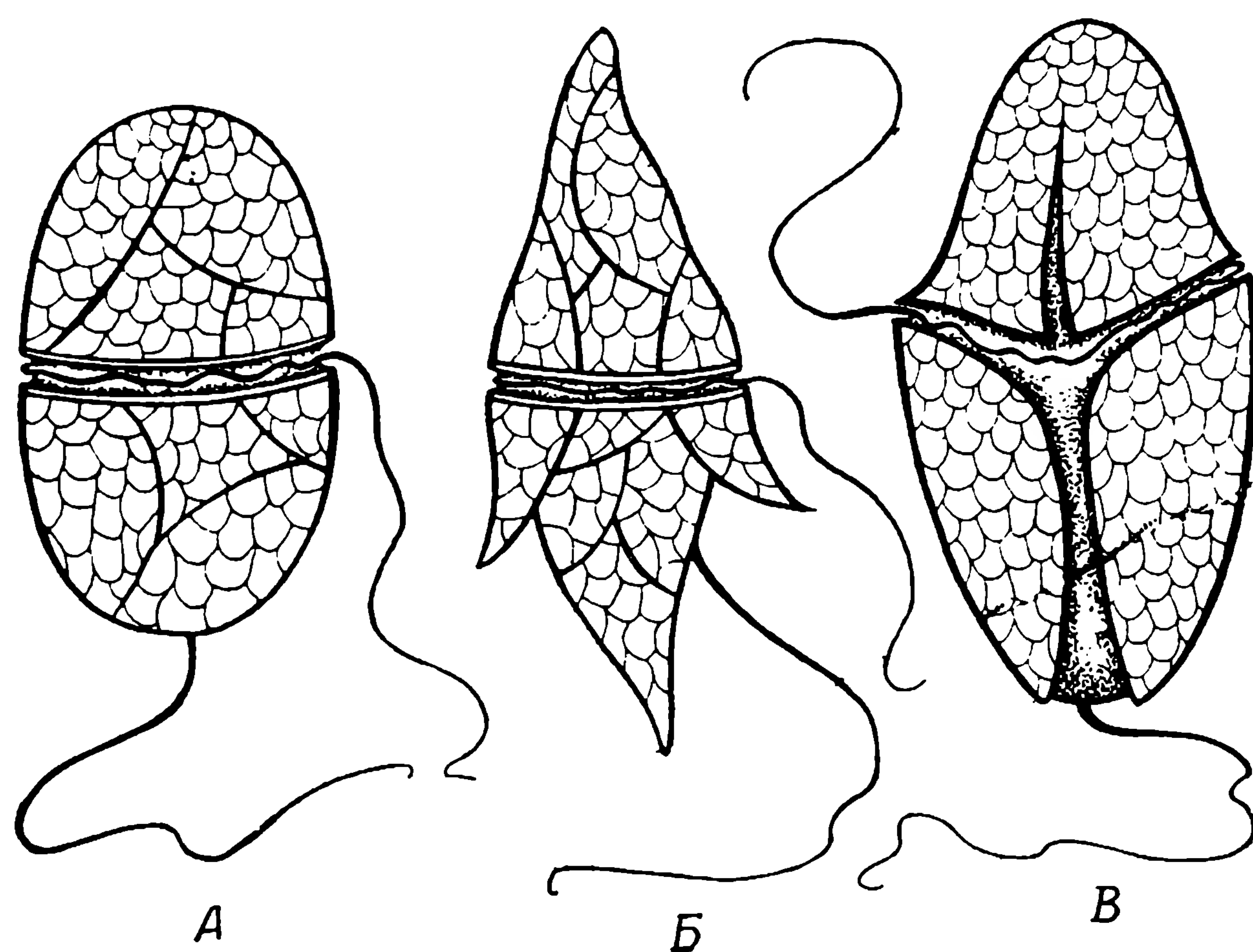


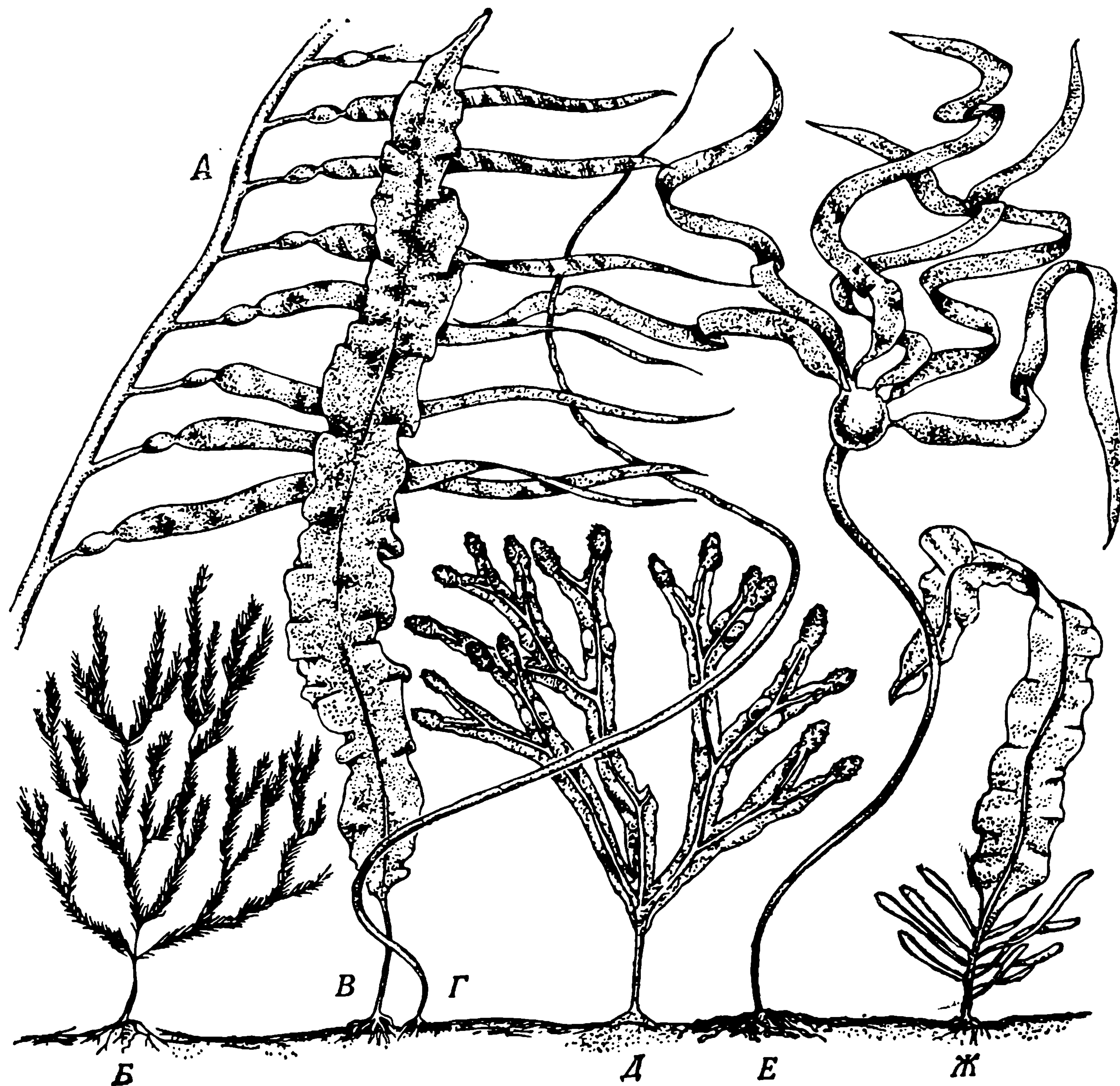
Рис. 183. Три вида панцирных жгутиковых (*Dinoflagellata*).

Видны щитки, покрывающие одноклеточное тело, и два жгутика, один из которых расположен в поперечном желобке.
А. *Glenodinium*. Б. *Peridinium*. В. *Gymnodinium*.

один из которых выступает на одном конце клетки, а другой выходит через поперечную ложбинку в панцире (рис. 183). Подобно диатомовым, они содержат, помимо хлорофилла, фукоксантин, а также запасы жира и полисахаридов. Большинство динофлагеллят — обитатели морей и являются важными фотосинтетиками. Периодически огромные количества таких растений скапливаются в отдельных частях моря, окрашивая воды в красный или бурый цвет. Некоторые виды динофлагеллят ядовиты для позвоночных животных, и в местах скопления этих водорослей гибнет много рыбы. Другие служат пищей моллюскам. Но если человек съест таких зараженных динофлагеллятами моллюсков, то он может серьезно заболеть.

Рис. 184. Некоторые бурые водоросли.

А. *Macrocystis*. Б. *Ectocarpus*. В. *Laminaria*. Г. *Chorda*. Д. *Fucus*.
Е. *Nereocystis*. Ж. *Alaria*.



150. БУРЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (Phaeophyta)

К бурым водорослям относится около 1000 видов многоклеточных форм самых различных размеров (гигантские ламинарии достигают в длину нескольких сот метров). Эти хорошо заметные водоросли буро-зеленого цвета покрывают скалы в полосе прибоя и спускаются в воду примерно до глубины 15 м.

Бурые водоросли содержат значительное количество золотисто-бурого пигмента *фукоксантина*, маскирующего хлорофилл. Окраска бурых водорослей варьирует от светло-золотистой до темно-бурой или черной. Некоторые бурые водоросли представляют собой крупные растения с довольно сложным расчлененным телом, отдельные части которого напоминают лист, стебель и корень высших растений. У водорослей эти части называют соответственно *пластинкой*, *черешком* и *ризоидами*, чтобы подчеркнуть негомологию этих образований органам высших растений.

Бурые водоросли встречаются в мелководье у побережий всех морей, но они достигают

больших размеров и более многочисленны в холодных морях. Это самые крупные водоросли. Они прикрепляются своими ризоидами к подводным скалам; для вынесения свободных концов тела на поверхность воды у них обычно имеются специальные воздушные пузыри.

Тело, или *таллом*, бурых водорослей может иметь форму простых нитей, как у мягкого бурого кисточковидного *Ectocarpus*, растущего обычно на сваях, или крепких шнуровидных тонких нитей, как у *Chorda* («чертов шнур»), или толстых сплюснутых разветвленных образований, как у *Fucus*, *Sargassum* или *Nereocystis* (рис. 184). У бурых водорослей наблюдается четко выраженная смена поколений. Например, *Ectocarpus* имеет две формы, сходные по размеру и строению, но одна из них образует гаметы, а другая — споры. Диплоидная форма дает гаплоидные споры (называемые *зооспорами*), из которых в результате деления и роста возникают гаплоидные растения. Последние дают гаплоидные гаметы, сливающиеся в диплоидную зиготу. Образующиеся из зиготы диплоидные растения завершают жизненный цикл.

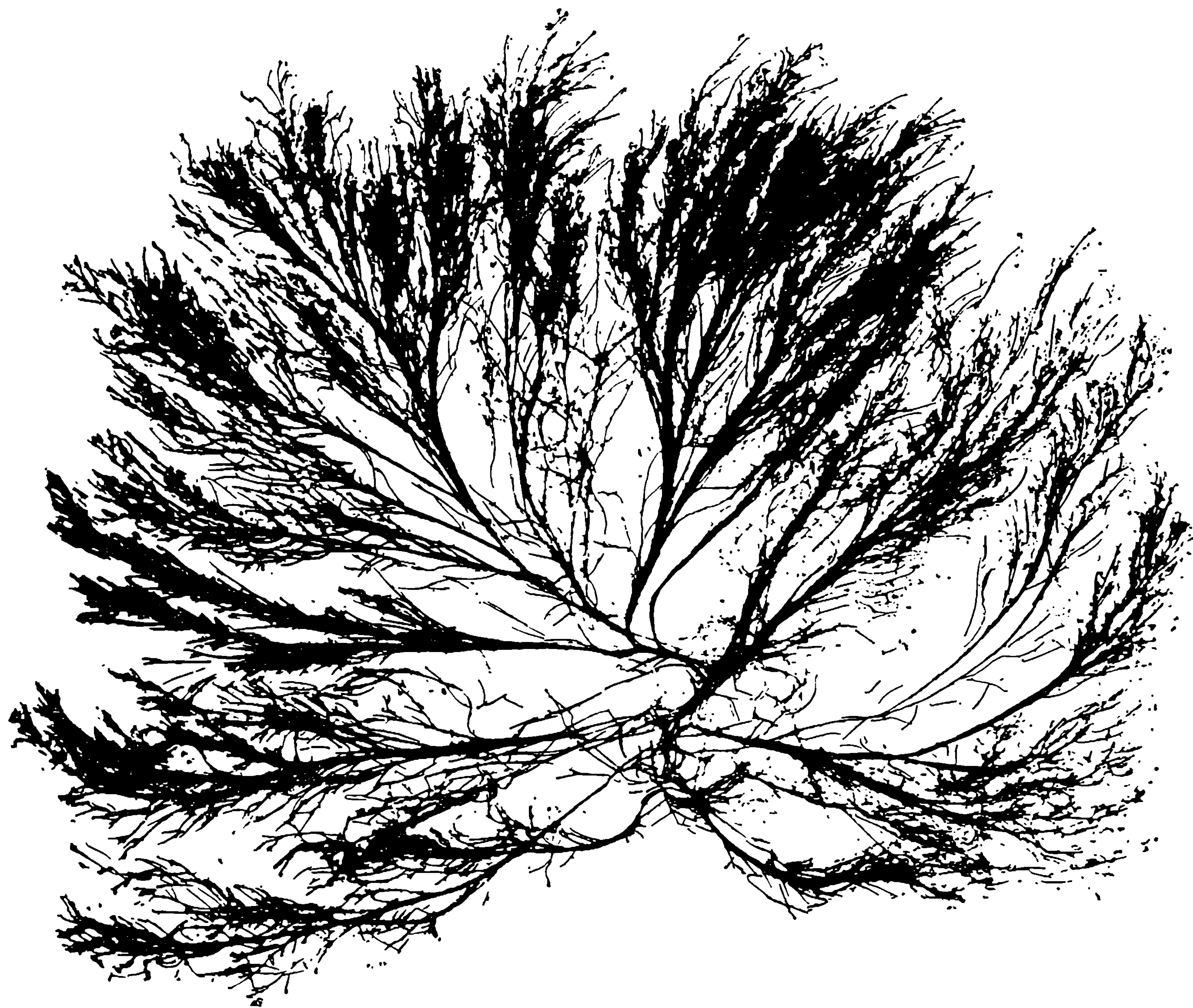


Рис. 185. Один из видов красных водорослей.

Виден кружевоподобный тонко разветвленный таллом.

У других бурых водорослей диплоидное поколение спорофитов отличается от гаплоидного поколения гаметофитов; у некоторых же, например у фукуса, гаметофит сильно редуцирован, как у высших растений.

Бурые водоросли служат пищей и дают убежище многим морским животным. В Японии и Китае некоторые ламинарии употребляются в пищу. *Laminaria* используется в промышленности для получения углевода альгина. Последний обладает способностью желатинизировать и сгущать смеси и широко используется для приготовления мороженого, различных кондитерских изделий и косметических кремов.

151. КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (Rhodophyta)

Красные водоросли, как и бурые, встречаются почти исключительно в океанах. Они обычно мельче и нежнее, чем бурые водоросли. Все они содержат, помимо хлорофилла, пигмент фикоэритрин и окрашены в разные оттенки красного — от розового до пурпурного. Красные водоросли могут расти на большей глубине, чем другие водоросли, их находят на глубине до 100 м. Когда солнечный свет проникает в воду, происходит поглощение сначала красных

лучей, затем оранжевых, желтых и зеленых; остаются лишь синие и фиолетовые. Хлорофилл не может достаточно эффективно использовать синие и фиолетовые лучи, и растения, обладающие только хлорофиллом, не способны к фотосинтезу на таких глубинах. Фикоэритрин же поглощает синие лучи; поэтому красные водоросли могут расти на большей глубине, чем другие растения. Хотя красные водоросли встречаются и в полосе отлива, максимального развития они достигают в глубоких участках тропических морей. Известно около 3000 видов Rhodophyta.

Кружевоподобные, тонко разветвленные талломы красных водорослей не так хорошо приспособлены к жизни в полосе прилива и отлива, как крепкие кожистые бурые водоросли, но они прекрасно развиваются в более спокойных глубинных водах (рис. 185). Некоторые красные водоросли, называемые *кораллинами*, накапливают поглощенный из морской воды кальций и откладывают его в своем теле в виде углекислого кальция. Кораллины очень многочисленны в тропических водах и играют даже большую роль в образовании коралловых атоллов, чем коралловые полипы. Цикл развития красных водорослей сложен и характеризуется ясно

выраженной сменой полового и бесполого поколений и формированием специализированных половых органов.

Различные красные водоросли используются в пищу. В Японии *Porphyra* считается деликатесом и широко культивируется в подводных садах.

Шотландцы употребляют в пищу водоросли *Rhodymenia*, сварив их в молоке. Агар, применяемый для приготовления культуральных сред для бактерий, добывается из красных водорослей *Gelidium* и *Gracillaria*. Агар широко применяется в хлебопекарном и кондитерском производствах. Каррагинин, добываемый из «ирландского мха», применяется в процессе приготовления шоколадного молока для предотвращения осаждения шоколада.

152. ГРИБЫ (Fungi)

У трех основных типов незеленых растений — бактерий, миксомицетов и собственно грибов — мало общего, за исключением гетеротрофного питания, обусловленного отсутствием хлорофилла. Ввиду этого, а также принимая во внимание самостоятельное происхождение каждой из этих групп, их выделяют в три разных типа.

Миксомицеты, или *слизевики*, — своеобразные организмы, напоминающие по ряду свойств грибы, но в известные периоды своего цикла развития сходные с амебами. Они встречаются в виде слизистой массы на разлагающихся опавших листьях или на гниющих стволах деревьев и передвигаются подобно амебам, выпуская псевдоподии. На последовательных этапах жизненного цикла они представляют собой одноклеточные жгутиковые, одноклеточные амебы, многоядерные массы цитоплазмы (эта стадия называется *плазмодием*) и, наконец, растениевидные организмы со стеблем и плодовым телом. Плазмодий не имеет определенной формы; иногда он бывает ярко окрашен. Он перетекает по субстрату, поглощая органические вещества, которые затем перевариваются в пищеварительных вакуолях.

Обычно клетки миксомицетов размножаются неполовым способом, путем простого деления. Но в определенные моменты отдельные слизистые массы удивительным образом соединяются друг с другом, образуя плодовое (спорообразующее) тело (рис. 186). Этот процесс объединения стимулируется 3', 5'-аденозинмонофосфатом, который принимает участие в действии ряда гормонов (разд. 290). Если освободившаяся из плодового тела спора попадает на влажный субстрат, она поглощает воду, раз-

рывает оболочку и делится, образуя амебоидные клетки. В конце концов некоторые из таких амебоидных клеток выполняют функцию гамет и сливаются друг с другом, образуя зиготу, которая делится и разрастается до многоядерной слизистой массы, завершая, таким образом, цикл развития миксомицета.

У других миксомицетов при прорастании спор образуется от 1 до 4 лишенных оболочек подвижных клеток, каждая из которых несет по два жгутика. Эти зооспоры либо делятся митотически, либо превращаются в амебоиды, но в конце концов они сливаются попарно, образуя зиготу. Споры формируются в плодовом теле путем мейоза. Таким образом, споры и зооспоры гаплоидны, а ядра плазмодия диплоидны.

Некоторые миксомицеты являются паразитами растений; один из них, в частности, вызывает болезнь капусты, называемую *килой крестоцветных*. Поскольку у миксомицетов много общего с такими животными, как амебы и жгутиковые, встает вопрос, относить ли их к животным или к растениям. Их эволюция неясна. Быть может, они произошли от жгутиковых, однако образование плодового тела характерно и для других грибов, и поэтому их обычно считают растениями.

153. ИСТИННЫЕ ГРИБЫ (Eumycophyta)

Известно около 80 000 видов истинных грибов. Они по ряду признаков сходны с водорослями и, вероятно, произошли от одного или нескольких типов водорослей. К истинным грибам относятся такие растения, как дрожжи, плесени, ложная мучнистая роса (мильдю), ржавчины, головни и съедобные грибы. Некоторые грибы одноклеточные, но большая их часть обладает многоклеточным телом из разветвленных нитей, называемых *гифами*. Наружная стенка тела гриба состоит из целлюлозы, из хитина или из сочетания обоих этих веществ. У некоторых видов гифы имеют поперечные перегородки, разделяющие их на участки, содержащие по одному ядру, — такое растение многоклеточно; если между соседними ядрами нет перегородок, то растение оказывается многоядерным.

Вся масса разветвленных гиф, составляющих тело одного гриба, называется *мицелием*. Наличие мицелия — один из отличительных признаков Eumycophyta. У обычной хлебной плесени этот мицелий хорошо виден — он образует на поверхности хлеба паутиноподобную массу и проникает внутрь. У съедобных грибов мицелий находится под землей. Шляпка гри-

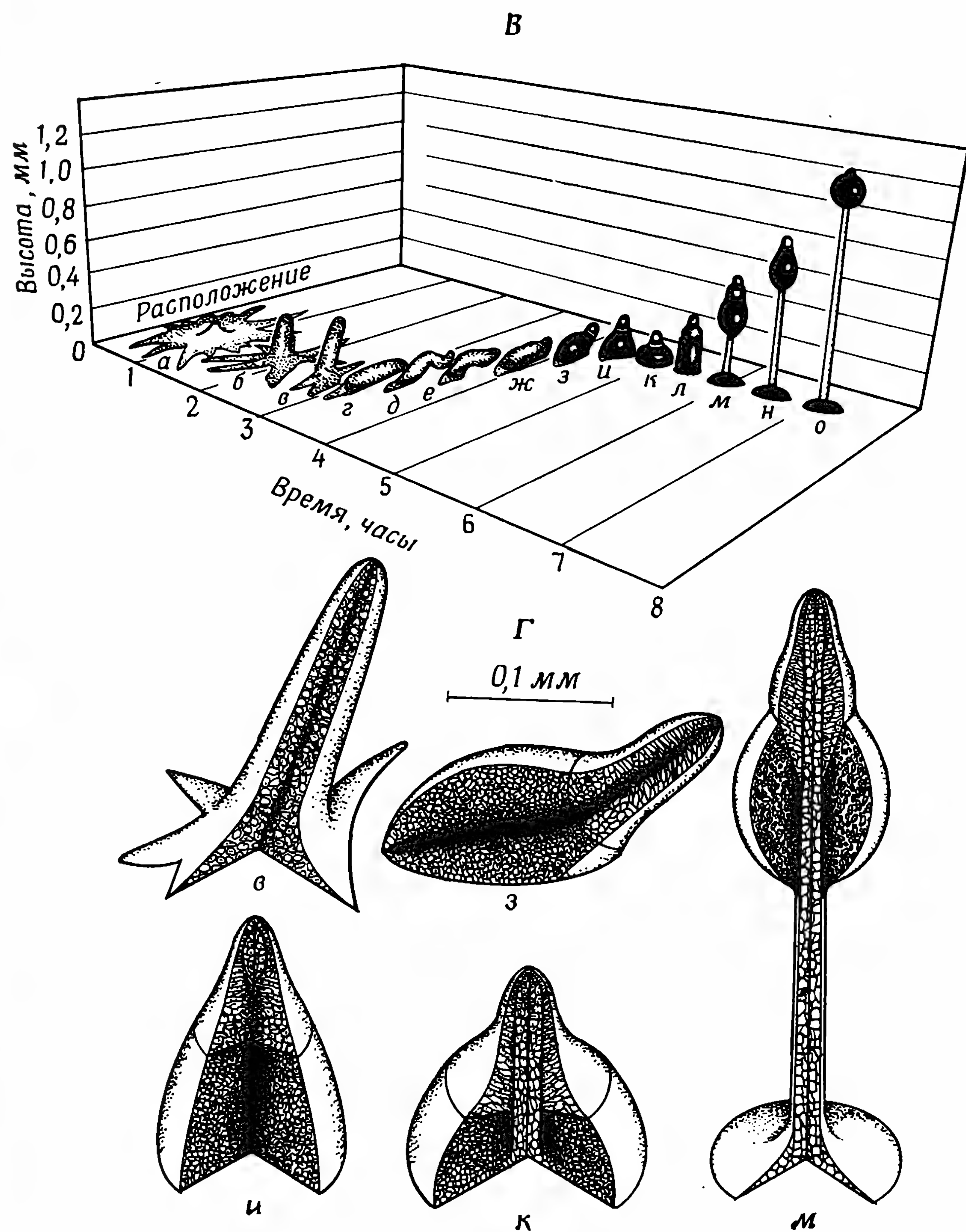
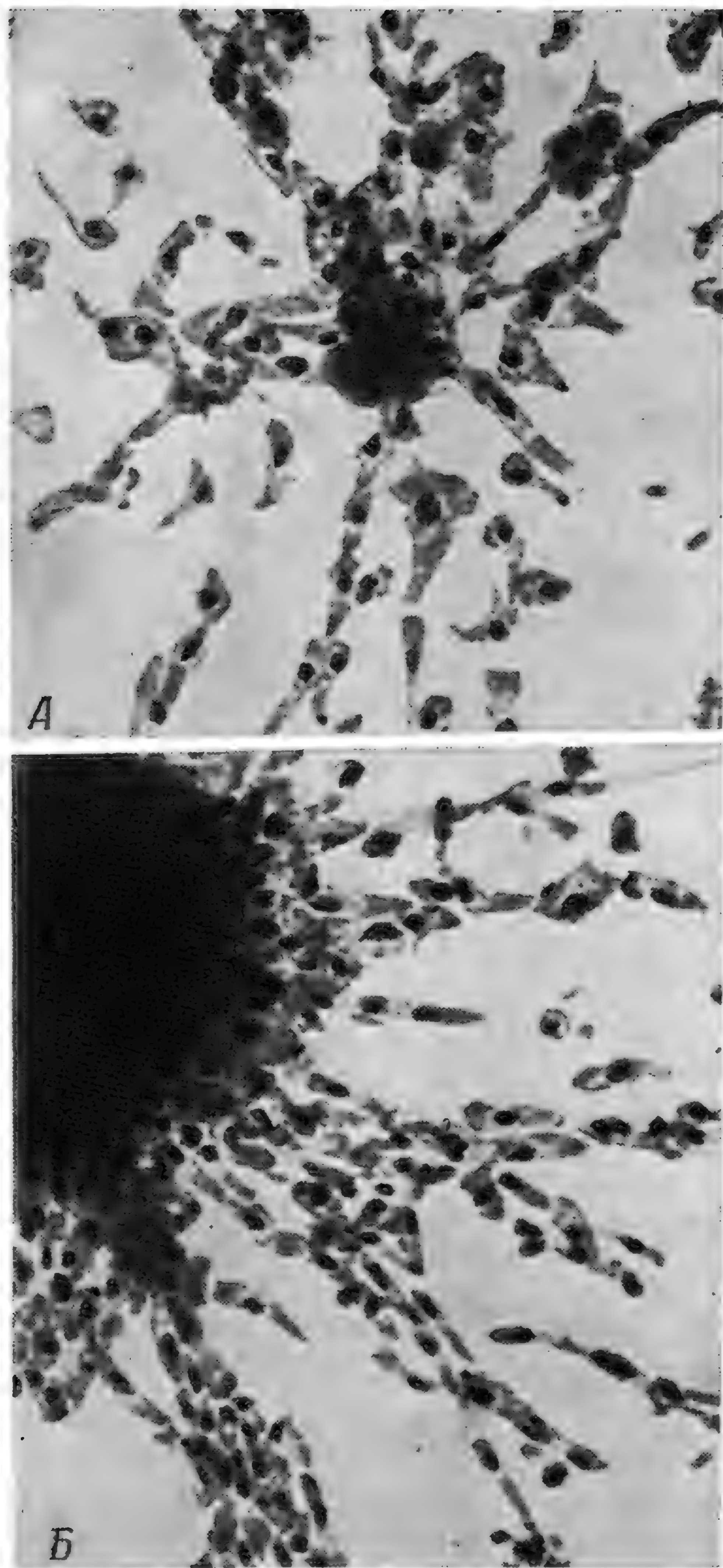


Рис. 186. Размножение миксомицета.

А. Отдельные организмы начинают сливаться в плодовое тело. Б. Более поздний этап процесса слияния отдельных организмов. В. Схематическое изображение последовательных этапов процесса размножения; а — в — образование плодового тела в результате слияния сотен отдельных амёбовидных миксомицетов; г — з — плодовое тело в течение некоторого времени медленно перемещается по поверхности субстрата; и — о — рост стебля, выносящего над поверхностью спорообразующую часть. Процесс приводит к освобождению спор. Г. Отдельные стадии развития плодового тела.

ба — это плодовое тело, которое вырастает из мицелия.

Лучше всего грибы растут в темных сырых местах. Некоторые грибы растут в условиях, кажущихся весьма неблагоприятными. Они чрезвычайно устойчивы к плазмолизу и могут расти в крепких растворах соли или сахара (например, на желе). Когда мицелий разветвляется и приходит в соприкосновение с органическим веществом, он выделяет ферменты, расщепляющие углеводы, а затем поглощает

продукты распада. Многие грибы являются существенными звеньями круговоротов углерода и азота, однако они приносят и немало вреда: грибы вызывают многие серьезные заболевания человека, домашних животных и культурных растений и в значительной степени ответственны за порчу древесины, кожи, тканей и других материалов. Размножаются грибы различными способами: неполовым — путем деления, почкования или спорами, а также половым способом, характерным для отдельных

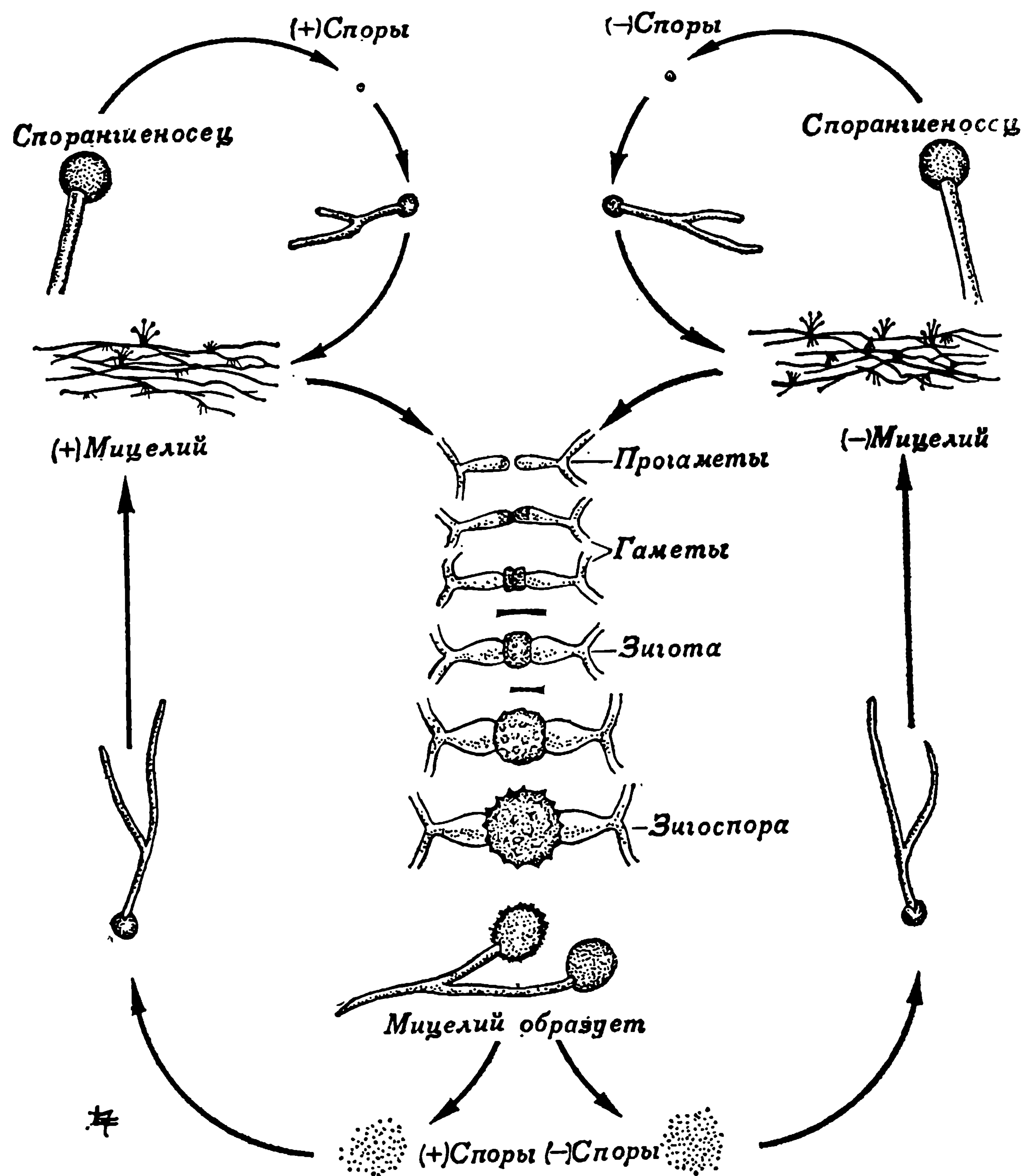


Рис. 187. Цикл развития черной хлебной плесени *Rhizopus nigricans*.

Вверху — схемы бесполого образования мицелия из спор, в центре — последовательные этапы полового размножения.

подгрупп. Споры грибов, живущих в воде, обычно имеют жгутики, тогда как споры наземных грибов представляют собой неподвижные клетки, распространяемые ветром или животными.

В зависимости от типа размножения различают четыре класса Eumycophyta: Phycomycetes, Ascomycetes, Basidiomycetes и Fungi imperfecti. Последние представляют собой разнородную группу грибов, систематическое положение которых не вполне ясно и половой способ размножения которых не известен. Возможно, что у некоторых грибов половая фаза совершенно отсутствует, однако у многих она, вероятно, имеется, но до сих пор не обнаружена. Когда становится известен способ полового размножения того или иного гриба, включенного в группу Fungi imperfecti, его относят к соответствующему классу. Это вовсе не свидетельствует о нерешительности микологов (спе-

циалистов, изучающих грибы); напротив, достойна похвалы осторожность, с которой они решают вопрос об отнесении той или иной формы грибов к определенному классу только при наличии для этого достаточных оснований.

154. ФИКОМИЦЕТЫ (Phycomycetes)

Фикомицеты — самый небольшой класс грибов, содержащий около 500 видов. Их нитевидные тела напоминают талломы водорослей, а размножение (неполовое — при помощи подвижных спор — и половое — при помощи гамет) сходно с размножением некоторых водорослей. Поэтому фикомицеты называют иногда «грибы-водоросли». В гифах этих грибов мало или совсем нет перегородок, а мицелий содержит много ядер, погруженных в общую массу протоплазмы. Наиболее известные фикомицеты — это хлебная плесень, а также грибы,

вызывающие ложную мучнистую росу и белую ржавчину.

Хлеб «плесневает», когда на него попадает спора черной хлебной плесени (*Rhizopus nigricans*). Спора прорастает, образуя спутанный клубок нитей — мицелий. Некоторые гифы, называемые *ризоидами*, проникают в хлеб и получают таким образом питательные вещества; другие гифы, называемые *столонами*, растут горизонтально с поразительной скоростью. В конце концов некоторые гифы начинают расти вверх, образуя на вершине *спорангий*, в котором развиваются черные шаровидные споры; затем спорангий разрывается и споры выпадают.

Половое размножение происходит при соприкосновении гиф различных растений. Каждая гифа образует выросты, разрастающиеся по направлению друг к другу; кончик такого выроста затем расширяется и отделяется, образуя гамету. Две ближайшие гаметы в конце концов сливаются, образуя зиготу (рис. 187), из которой развиваются гифы следующего поколения. Установлено, что существует две формы хлебной плесени (*плюс-* и *минус-*формы). Половое размножение может происходить только путем слияния гаметы плюс-формы с гаметой минус-формы, т. е. существует своего рода физиологическая дифференциация полов при отсутствии морфологической дифференциации; поэтому едва ли следует обозначать эти формы как «мужскую» и «женскую». У хлебной плесени диплоидна лишь зигота. При прорастании зиготы происходит мейоз, поэтому все гифы гаплоидны.

155. АСКОМИЦЕТЫ (*Ascomycetes*)

Аскомицеты, или сумчатые грибы, называемые так потому, что их споры образуются в сумках (*asci*), представляют собой самый обширный класс грибов, к которому относится около 35 000 видов. В каждой сумке развивается от 2 до 8 аскоспор. К аскомицетам относятся дрожжи, возбудители мучнистой росы, грибы, вызывающие плесневение сыра, варенья и плодов, а также трюфели, которые употребляют в пищу. Аскомицетные плесени, развивающиеся на продуктах питания, придают им неприятный привкус, но они не ядовиты. Специфические свойства сыров рокфор и камамбер обусловлены деятельностью аскомицетов. Аскомицет *Penicillium* образует знаменитый антибиотик *пенициллин*.

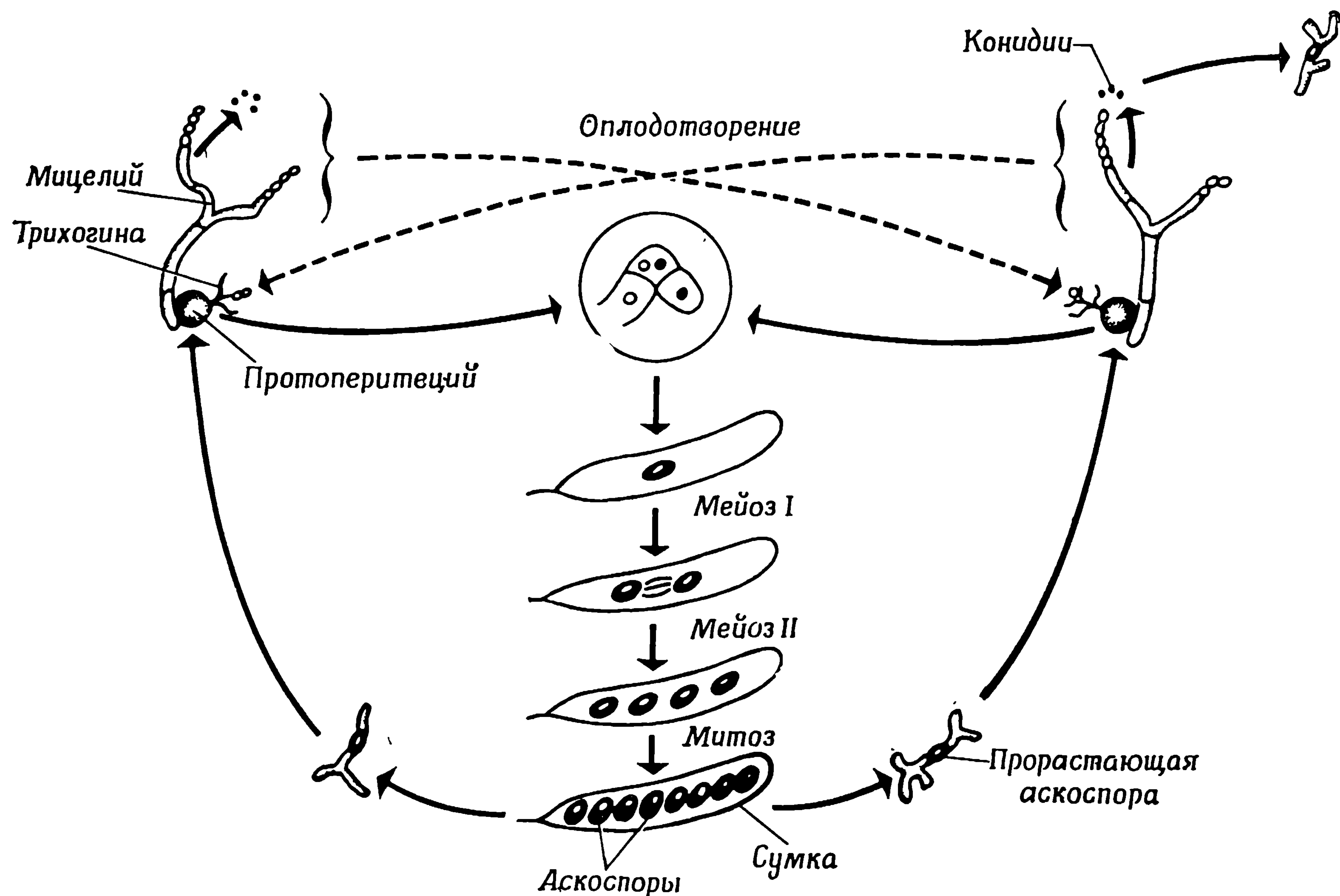
Тело аскомицетов может быть одноклеточным, как у дрожжей, многоклеточным и нитевидным, как мицелий мучнистой росы, или утол-

щенным и мясистым, как у трюфелей. Бесполое размножение происходит путем почкования (у дрожжей) или при помощи спор, называемых *конидиями*, которые формируются одна за другой на кончиках некоторых гиф. Половое размножение происходит при помощи гамет, которые сливаются и образуют «плод», содержащий сумку. Хотя структуры, в которых формируются сумки, часто бывают крупными и мясистыми и внешне напоминают плоды, они, естественно, не имеют с плодами ничего общего.

В генетике и биохимии важное значение в качестве объекта исследований приобрел аскомицет *Neurospora crassa*. Этот сапрофит растет на пирогах и печенье в виде пушистой хлопковидной массы, которая сначала бывает белой, а затем приобретает розовую окраску, вызываемую розовыми спорами, образующимися при бесполом размножении. У *Neurospora*, как и у черной хлебной плесени (*Rhizopus*), имеются две внешне неразличимые плюс- и минус-формы. В половом размножении должны участвовать гифы двух разных форм (рис. 188). Диплоидная клетка, возникающая в результате полового размножения, подвергается мейотическому, а затем митотическому делению, образуя внутри сумки восемь гаплоидных *аскоспор*. При благоприятных условиях каждая аскоспора прорастает и дает новый мицелий. Под микроскопом удастся выделить отдельные аскоспоры, что позволяет выращивать чистые штаммы, используемые для генетических и биохимических исследований. Гаплоидный мицелий может также размножаться бесполом путем, образуя конидии, которые прорастают и дают начало новым гаплоидным мицелиям. При оплодотворении ядра конидия или мицелия проникают в протоперитеции противоположной половой формы через трихогины.

156. БАЗИДИОМИЦЕТЫ (*Basidiomycetes*)

К базидиомицетам относятся съедобные грибы, поганки, дождевики, ржавчинные и головневые грибы и трутовики. Они получили такое название потому, что их половое размножение связано с образованием *базидий*, сходных по функциям с сумками аскомицетов. Каждая базидия представляет собой разросшуюся булавовидную клетку гифы, на конце которой развиваются четыре *базидиоспоры*. Обратите внимание на то, что базидиоспоры развиваются *вне* базидии, тогда как аскоспоры формируются *внутри* сумки. Базидиоспоры отделяются и, попадая на подходящий субстрат, дают новый мицелий. Вегетативная часть тела гриба представлена мицелием, состоящим из многоклеточ-


 Рис. 188. Жизненный цикл *Neurospora crassa*.

ных гиф. В течение жизненного цикла базидиомицетов подвижные клетки не образуются.

Вегетативное тело культивируемого шампиньона (*Psalliota campestris*) состоит из массы белых разветвленных нитевидных гиф, расположенных преимущественно под землей. Через некоторое время на мицелии возникает несколько компактных масс гиф, так называемые *вольвы* (рис. 189). Из вольвы вырастает то, что мы в обыденной жизни называем «грибом», т. е. тело, состоящее из ножки и шляпки. На нижней поверхности шляпки находятся *вертикальные пластинки*, расходящиеся радиально от центра к краю шляпки. Базидии развиваются на поверхности этих пластинок (рис. 190). Каждая базидия содержит по два ядра, которые, сливаясь, образуют диплоидное ядро. В результате мейотического деления такого ядра образуются четыре гаплоидные *базидиоспоры*. Одно растение производит несколько миллионов базидиоспор, каждая из которых, попав на подходящий субстрат, дает начало новому мицелию.

«Грибом» называют не какой-либо определенный вид базидиомицетов, а просто плодовое тело ряда форм. Известно около 200 форм съедобных грибов и около 25 ядовитых (ядовитые грибы иногда называют «поганками»).

Поскольку у них нет никакого сходства с водорослями, принято считать, что они произошли от других грибов, возможно от аскомицетов.

157. ЛИШАЙНИКИ (Lichenes)

Лишайники — своеобразные организмы. Внешне лишайник производит впечатление одного растения; на самом же деле каждый лишайник состоит из водоросли и гриба (рис. 191), что представляет классический пример *мутуализма*. Водорослевым компонентом обычно служит зеленая или сине-зеленая водоросль, а грибным — аскомицет; в состав некоторых тропических лишайников входят базидиомицеты. Лишайники приспособлены к крайне неблагоприятным условиям температуры и влажности и растут всюду, где только возможна жизнь. Они заходят на север дальше любых растений Арктики, но при этом хорошо чувствуют себя и во влажном тропическом лесу. Фотосинтезирующая водоросль обеспечивает пищей оба компонента, тогда как гриб защищает водоросль и снабжает ее водой и минеральными солями. Лишайники играют существенную роль в почвообразовательном процессе, так как они постепенно растворяют и разрушают горные породы, к которым они

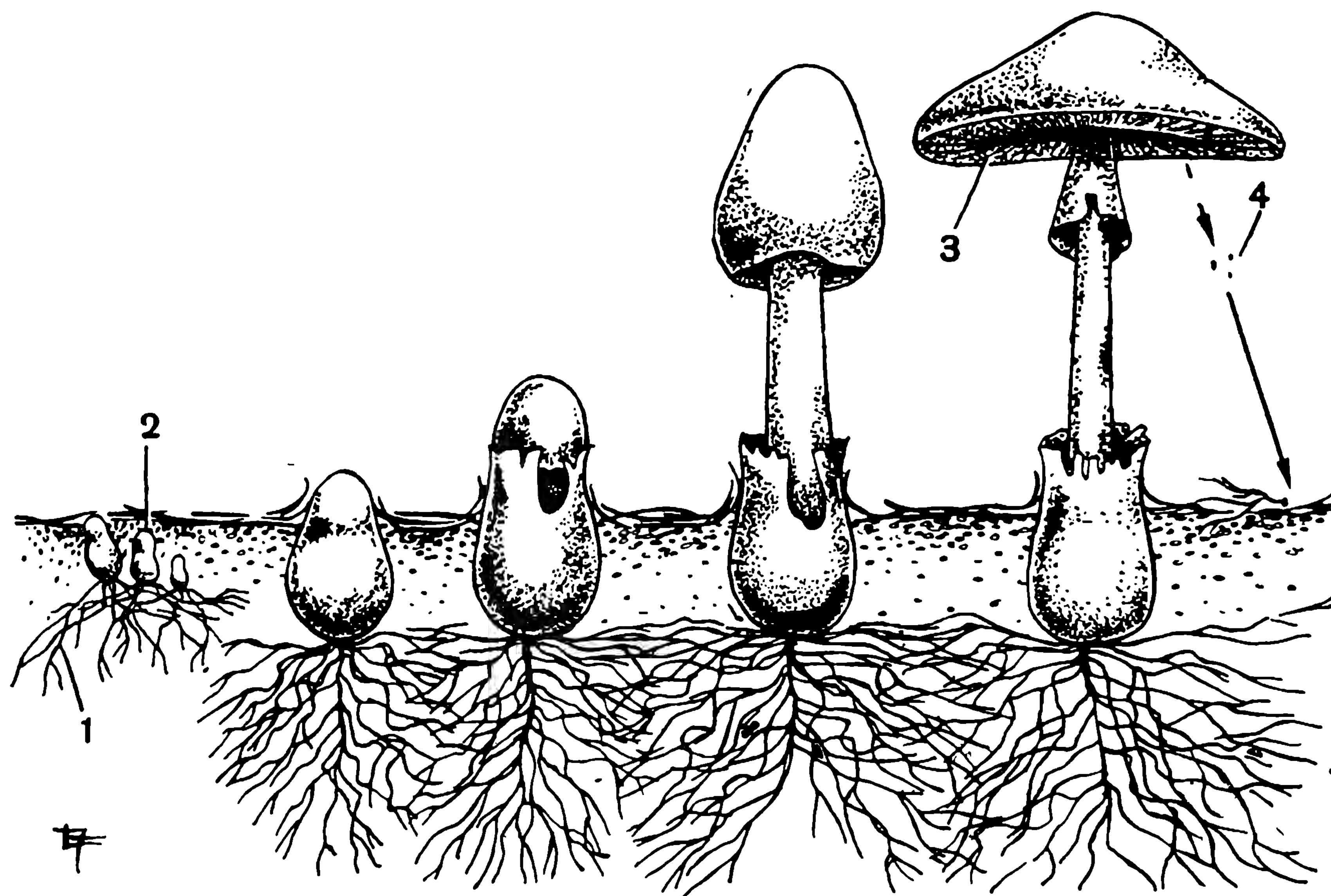


Рис. 189. Развитие шампиньона из мицелия — массы белых разветвленных нитей, находящихся в почве.
1 — мицелий; 2 — вольва; 3 — пластинки; 4 — базидиоспоры.

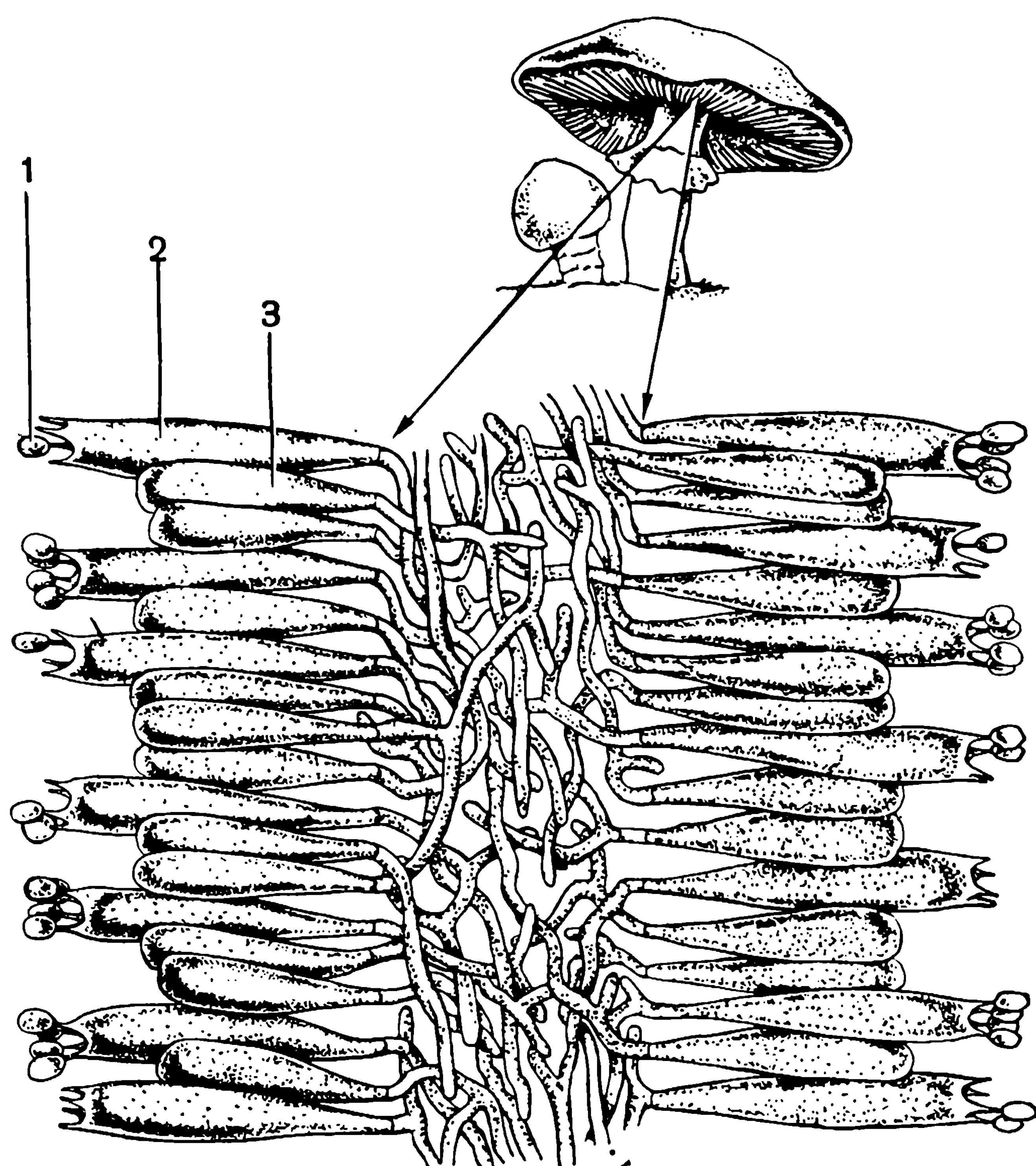


Рис. 190. Участок пластинки с нижней стороны шляпки шампиньона; $\times 500$.
1 — базидиоспора; 2 — базидия; 3 — гимений.

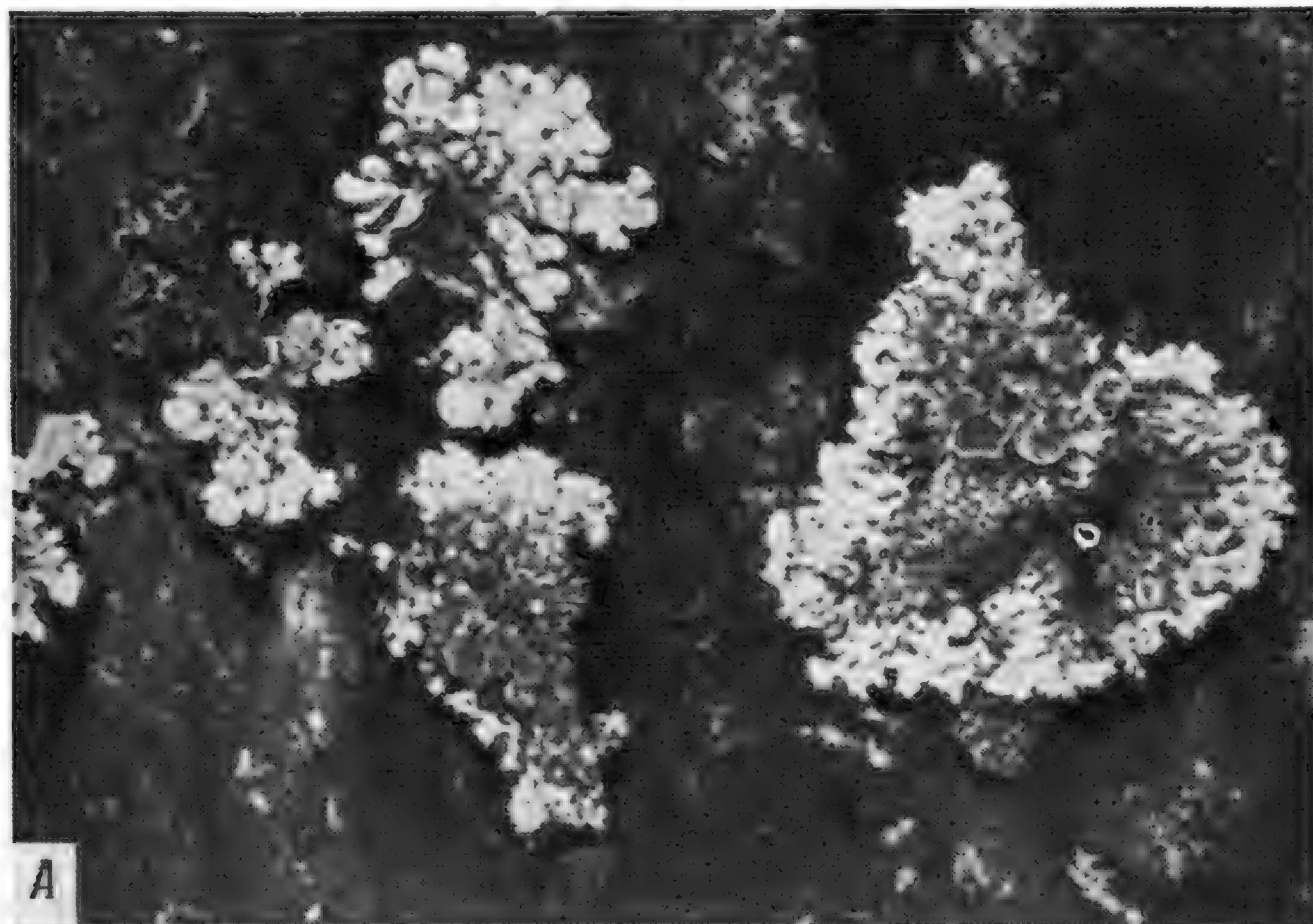
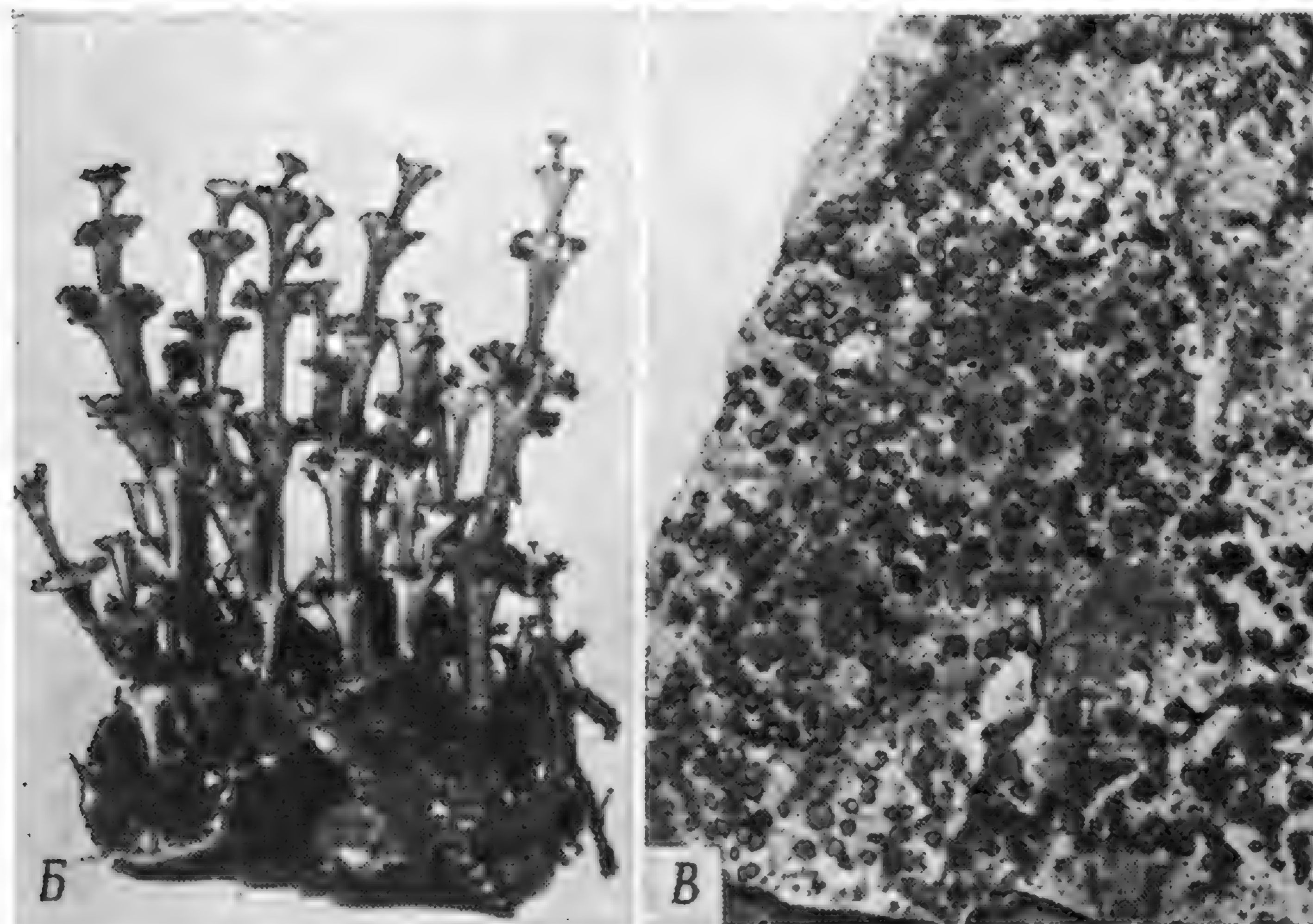


Рис. 191. Типы лишайников.

А. Листовидный лишайник, растущий на коре дерева. Б. Лишайник, называемый «оленьим мхом». В. Корковый лишайник, растущий на камне. У некоторых растений видны плоские или чашевидные плодовые тела.



прикрепляются. Грибы, входящие в состав некоторых лишайников, содержат различные пигменты. Один из них — *орсеин* — применяется для окраски шерсти, другой — *лакус* — широко используется в химических лабораториях как индикатор кислотности среды. Арктический «олений мох» представляет собой лишайник.

Существует около 10 000 видов лишайников. Их классификация весьма затруднительна, так как неизвестно, следует ли основываться при этом на признаках водоросли, гриба или же пользоваться какими-либо иными критериями. Хотя лишайник состоит из водоросли, имеющей одно название, и гриба, имеющего другое название, обычно его обозначают третьим названием и выделяют все лишайники в особый класс типа *Eumycophyta*.

158. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ

Несколько видов грибов человек употребляет в пищу, а несколько других являются паразитами человека. Ядовиты для человека только некоторые шляпочные грибы и аскомицет *Claviceps*, вызывающий болезнь ржи — *спорынью*. Эрготизм, или злая корча, — отравление человека, съевшего хлеб из муки больных растений, — проявляется в галлюцинациях, судорогах и приводит к смерти. Получаемая из спорыньи лизергиновая кислота используется в последнее время в экспериментальной психиатрии с целью искусственного вызывания симптомов, сходных с симптомами шизофрении.

Грибы, поражающие растения, приносят огромные убытки сельскому хозяйству. Фико-

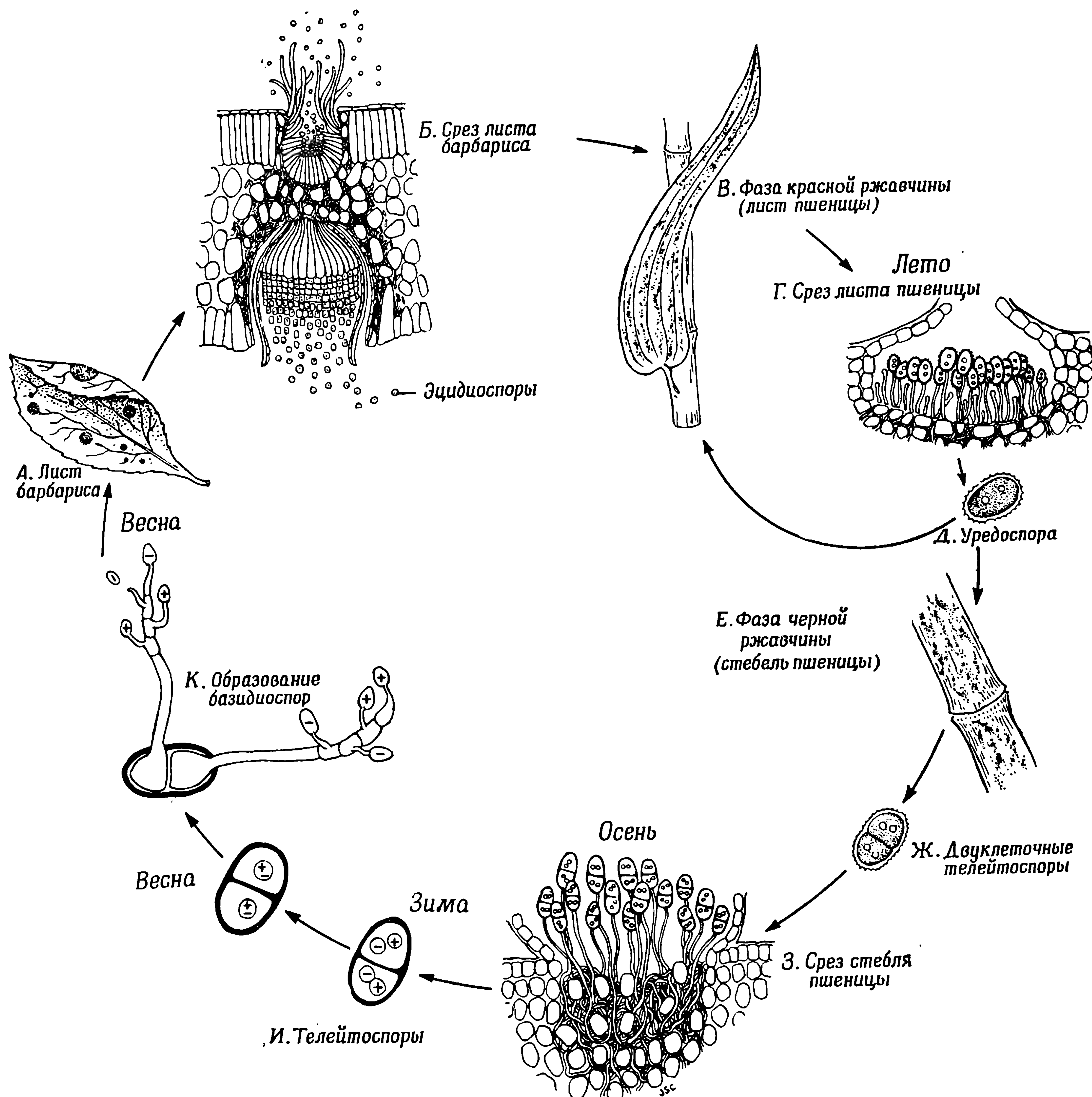


Рис. 192. Жизненный цикл ржавчины пшеницы (*Puccinia graminis*).

А. Весной базидиоспоры с зараженных растений пшеницы предыдущего года поражают листья растений барбариса, образуя пикнидии, содержащие пучки спермогоний на верхней поверхности и эцидии на нижней поверхности листа (Б). В эцидиях образуются двуядерные эцидиоспоры, содержащие $n + n$ хромосом (а не одно ядро с $2n$ хромосом). Ранним летом эцидиоспоры заражают листья молодых растений пшеницы (В). Они формируют пучки красных одноклеточных уредоспор (Г) — так называемая фаза «красной ржавчины». Освобождающиеся уредоспоры (Д) заражают другие растения пшеницы. В конце лета уредоспоры развиваются в темно-бурые двуклеточные телейтоспоры (Ж) на стебле и листовых влагалищах растений пшеницы — так называемая фаза «черной ржавчины» (Е). На срезе стебля пшеницы (З) видны толстостенные $(n + n)$ -телейтоспоры, которые находятся в течение зимы в состоянии покоя (И). Весной внутри каждой клетки телейтоспоры $(n + n)$ -ядра сливаются с образованием ядра $2n$. Телейтоспоры, еще сохранившие связь с растением пшеницы, прорастают, претерпевая мейоз; из каждой клетки телейтоспоры образуется по 4 базидиоспоры (К). Затем гаплоидные базидиоспоры заражают лист барбариса, завершая тем самым цикл развития гриба.

мицеты вызывают выпревание молодых проростков кукурузы, табака, гороха, фасоли и даже деревьев. Другой фикомицет вызывает фитофтороз картофеля. В 1845 году в Ирлан-

дии этот гриб уничтожил почти весь урожай картофеля и вызвал голод. Ложная мучнистая роса винограда (милдью) была завезена из США во Францию, где она погубила почти все

виноградарство, пока не был найден эффективный фунгицид — бордосская жидкость. Из болезней растений, вызываемых аскомицетами, наибольший ущерб хозяйству наносят рак каштана, голландская болезнь ильмовых, парша яблони и бурая гниль, поражающая вишни, персики, сливы и абрикосы.

К базидиомицетам относятся головневые и ржавчинные грибы, поражающие хлебные злаки (кукурузу, пшеницу, овес и т. п.), причем каждый вид головневых грибов приурочен к определенному виду растения-хозяина. Жизненный цикл некоторых из этих паразитов, например стеблевой ржавчины пшеницы и пузырчатой ржавчины веймутовой сосны, весьма сложен; он проходит в двух или более различных растениях и связан с образованием спор разного рода. Пузырчатая ржавчина веймутовой сосны может заразить другую сосну только после того, как она инфицировала крыжовник. Ржавчина пшеницы на одной из стадий своего развития поражает барбарис (рис. 192). Как только это стало известно, в районах возделывания пшеницы стали выкорчевывать все кусты барбариса, что значительно снизило поражение пшеницы ржавчиной. Однако выкорчевывание должно быть полным, так как один куст барбариса может послужить источником заражения сотен гектаров посевов пшеницы. Осенью ржавчина пшеницы образует споры с толстыми стенками, защищающими гриб от зимних холодов. Эти споры про-

растают только в том случае, если они попадут на растение барбариса. Обычно тонкостенные споры, образующиеся преимущественно летом, могут непосредственно заражать другие растения пшеницы; таким путем в посевах пшеницы инфекция передается от одного растения другому. Тонкостенные споры могут переносить очень мягкие зимы и вызывать инфекцию на следующий год даже в отсутствие растений барбариса. Поэтому выкорчевывание всех кустов барбариса не может окончательно разрешить проблему борьбы против ржавчины пшеницы.

Трутовики (рис. 193) наносят колоссальный ущерб, разрушая древесину как живых деревьев, так и лесоматериалов. Ежегодные убытки, приносимые разрушением древесины этими базидиомицетами, можно сравнить лишь с уроном, причиняемым лесными пожарами.

Некоторые несовершенные грибы вызывают серьезные заболевания человека. *Monilia* вызывает болезнь горла и ротовой полости — молочницу, или афтозный стоматит, а также поражает слизистые оболочки легких и половых органов. Грибы семейства *Trichophytonae* поражают кожу человека и животных, вызывая стригущий лишай, грибковое заболевание ног и заболевание кожи лица — паразитарный сикоз. Другие представители *Fungi imperfecti* паразитируют на высших растениях и вызывают болезни плодовых деревьев и сельскохозяйственных культур, нанося большой ущерб.



Рис. 193. Белая гниль, вызванная грибом — разрушителем древесины *Hydnum septentrionale* (0,1 натуральной величины).

Этот гриб образует большие комки мягкой водянистой кремово-белой массы. Он поражает ядро и заболонь древесины клена.

159. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ — ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa)

Наконец, мы рассмотрим здесь¹ простейших (Protozoa). Эти одноклеточные животные имеют сложную функциональную организацию, хотя некоторые из них кажутся морфологически сравнительно простыми. Некоторое «разделение труда» имеется и внутри одной клетки, хотя протоплазма обычно действует как единица, осуществляющая все функции, связанные с жизнью: пищеварение, дыхание, циркуляцию веществ, выделение, передвижение и размножение. Для выполнения этих функций у многих простейших выработались специализированные органеллы: реснички и жгутики для передвижения, вакуоли, нейрэфибриллы, стигмы («глазные пятна») и т. д. Почти все простейшие живут в различного рода водоемах, начиная от луж, оставшихся после дождя, и кончая океаном. Некоторые обитают во влажной земле, в пленке воды, окружающей каждую частицу почвы; другие паразитируют в крови и в тканевых жидкостях животных или растений.

Из 25 000 видов простейших большинство — микроскопические формы, хотя некоторые достаточно велики, чтобы их можно было видеть невооруженным глазом (самые крупные амебы достигают в длину 1 мм). Некоторые простейшие представляют собой бесформенные капельки протоплазмы; другие отличаются сложной геометрически правильной структурой. У ряда форм имеется внутренний или наружный скелет или защитные «домики», состоящие из сцементированных воедино песчинок.

Современные жгутиковые образуют мост между растительным и животным царствами; предполагают, что именно они ближе всего к общему стволу предков животных и растений и что остальные классы простейших также произошли от предков, снабженных жгутиками. Некоторые жгутиковых, например хламидомонаду (*Chlamydomonas*), явно следует относить к растениям, тогда как другие жгутиковые (например, паразитирующие в крови трипаномы) явно относятся к животным. Третьи же, например эвглена (*Euglena*), имеют смешанный набор растительных и животных признаков, и их нельзя с достаточным основанием

назвать животными или растениями. Однако простейшие в общем сходны с животными своей подвижностью, типом питания и поведением. По строению внутриклеточных органелл они также ближе к животным, чем к растительным клеткам; клеточной стенки у них либо нет совсем, либо она состоит из хитина, а не из целлюлозы.

160. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СРЕДИ Protista

Существует великое множество относительно просто устроенных организмов, автотрофов и гетеротрофов, однако до сих пор не удалось ни установить их эволюционные взаимоотношения, ни создать для них такую систему классификации, которая бы удовлетворяла всех. Ряд общих черт в строении клеток и в химическом составе бактерий и сине-зеленых водорослей позволяет предполагать, что они связаны несколько более тесным родством, чем другие формы. Некоторые систематики относят сине-зеленые водоросли и бактерии к одному типу Schizophyta или выделяют их в особое царство Monera. Другие относят бактерии к типу Schizomycophyta, а сине-зеленые водоросли — к другому типу Cyanophyta, в пределах подцарства Thallophyta. Очень многие считают, что бактерии возникли из сине-зеленых водорослей и, приспособившись к сапрофитному или паразитическому образу жизни, утратили хлорофилл. Этот взгляд основывается на общем сходстве клеточного строения сине-зеленых водорослей и бактерий. По мнению других ученых, наличие жгутиков у многих бактерий указывает, что эти организмы произошли от каких-то простых форм жгутиковых, возможно от одного из предков зеленых водорослей. Некоторые исследователи считают, что современные гетеротрофные бактерии эволюционировали из автотрофных бактерий, сходных с современными железными и серными бактериями. Автотрофные бактерии, по-видимому, самые примитивные из растительных организмов и могли появиться до хлорофиллсодержащих растений. Современные бактерии могут быть также прямыми потомками исходных бактериеподобных гетеротрофов, которые, как предполагают, были первыми живыми клетками. Возможно, наконец, что разные группы бактерий произошли независимо друг от друга от различных предков, так что из приведенных гипотез справедливы две или даже все три. Быть может, на данном этапе гораздо важнее представить себе эту интереснейшую таксономическую проблему во всем ее объеме, нежели пытаться уло-

¹ Авторы рассматривают тип Protozoa дважды: в этом разделе и в гл. XIV; при этом часть текста дословно повторяется и дважды приводятся одни и те же рисунки. В русском издании полностью сохранено описание простейших, данное в гл. XIV, где это сделано более подробно. Здесь же оставлен только этот краткий очерк. — Прим. ред.

жить все эти столь различные группы в какую-то строгую систему.

Трудно также в настоящее время оправдать создание царства Protista, ибо, хотя и может показаться разумным объединение одноклеточных организмов, часть которых, видимо, имеет животную, а часть — растительную природу, в одно царство, относить к этому царству зеленые, бурые и красные водоросли вряд ли резонно, поскольку во всех этих группах, несмотря на их явное родство с одноклеточными формами, имеются представители, являющиеся в сущности довольно сложными многоклеточными растениями. Термин «протисты» полезен в качестве некоего общего названия для просто организованных одноклеточных животных и растений, если не считать его названием особого царства организмов, отличного и от растений, и от животных.

Эволюционные взаимоотношения миксомицетов и грибов друг с другом и с другими ныне живущими растениями и животными неясны, хотя возможно, что в конечном счете они про-

исходят от каких-то простых одноклеточных жгутиковых предков. Происхождение нескольких классов грибов еще не установлено. Возможно, что они развились в процессе эволюции друг от друга или же произошли от водорослей, перейдя к гетеротрофному питанию и утратив хлорофилл. И наоборот, возможно, что они происходят непосредственно от примитивных гетеротрофов и никогда не проходили через автотрофную стадию. Аскомицеты напоминают в некоторых отношениях фикомицеты и, по мнению ряда микологов, произошли от них. Но по другим свойствам аскомицеты сходны с красными водорослями, и многие микологи склонны полагать, что аскомицеты произошли от водорослей, перешедших к сапрофитному образу жизни и утративших пигменты, необходимые для фотосинтеза.

И наконец, эволюционное происхождение базидиомицетов до сих пор окутано тайной. Они не обнаруживают никакого сходства с водорослями; считается, что они произошли от других грибов, возможно от аскомицетов.

По общепринятому мнению, жизнь зародилась в океане; отсюда следует, что наземные растения и животные произошли от морских предков. Если проследить эволюционное развитие некоторых групп растений или животных, то можно обнаружить, что, приспособившись к наземному существованию, они вновь возвращались в водные местообитания, а затем снова переходили к наземному образу жизни.

Водные растения могут обходиться без многих специализированных образований, имеющих у наземных растений. Окружающая вода снабжает их пищей, предохраняет клетки от высыхания, поддерживает тело растения на своей поверхности или в толще (что устраняет необходимость в особых опорных системах), служит подходящей средой для встречи гамет при половом размножении и для распространения спор — при бесполом. Покинув гостеприимную водную среду, растения должны были приспособиться к жизни на суше; для этого им пришлось образовать ряд новых структур, которые могли бы взять на себя выполнение многочисленных функций, осуществлявшихся прежде водой. Завоевание суши было, по-видимому, длительным и трудным процессом, стоившим многих жертв. Новые формы, пытавшиеся жить в почве, получали достаточное количество солей, воды и двуокиси углерода, но были лишены света, необходимого для фотосинтеза, а те, которые пытались жить на поверхности почвы, были обеспечены светом и двуокисью углерода, но испытывали недостаток в воде и не получали солей. Истинно наземными формами стали растения, которые смогли выжить в новых условиях благодаря развитию ряда специализированных органов: 1) находящихся на воздухе *листьев*, которые поглощают свет и осуществляют фотосинтез; 2) расположенных в почве *корней*, служащих для закрепления растений и поглощения воды и солей; 3) *стеблей*, которые поддерживают листья в положении, наиболее благоприятном для поглощения солнечных лучей, и осуществляют связь между листьями и корнями, создавая возможность для передвижения питательных веществ вверх и вниз по ксилеме и флоэме,

и 4) *репродуктивных органов* — цветков, в которых мужские и женские гаметы могут сливаться в отсутствие водной среды и зигота может начать развиваться, будучи защищена от высыхания.

161. МХИ (Bryophyta)

Подобно тому как современные земноводные — саламандры, тритоны, лягушки и другие — позволяют нам составить представление о первых наземных позвоночных, так и растения типа Bryophyta — мхи, печеночники и роголистниковые — служат промежуточными формами между водорослями и собственно наземными растениями. Строение тела водорослей приспособлено к развитию максимальной поверхности для поглощения питательных веществ из окружающей водной среды. При наземном существовании растениям необходимо более компактное тело для снижения потери воды через поверхность. Возможно, что первые наземные растения стелились по земле и соприкасались с воздухом только одной поверхностью. Растения закрепились на суше только после того, как у них появилась специальная эпидермальная ткань с утолщенными клеточными стенками, пропитанными восковидным водонепроницаемым веществом. У большинства Bryophyta имеется эпидермис; он слегка утолщен, пропитан восковидным веществом и имеет поры, через которые диффундируют газы.

В сущности у мхов проблема размножения в отсутствие воды не разрешена; они избежали связанных с этим трудностей, развив органы размножения, в которых имеется водная среда для слияния гамет. У всех наземных растений, включая мхи, зигота остается внутри женского полового органа, где она получает пищу и воду из окружающих материнских тканей и где она защищена от высыхания в течение развития из нее многоклеточного *зародыша*. Эти особенности позволяют объединять мхи и сосудистые растения в одно царство Embryophyta.

Название *мох* ошибочно применяют к ряду растений, не относящихся к Bryophyta: мох, растущий на коре деревьев с северной стороны,

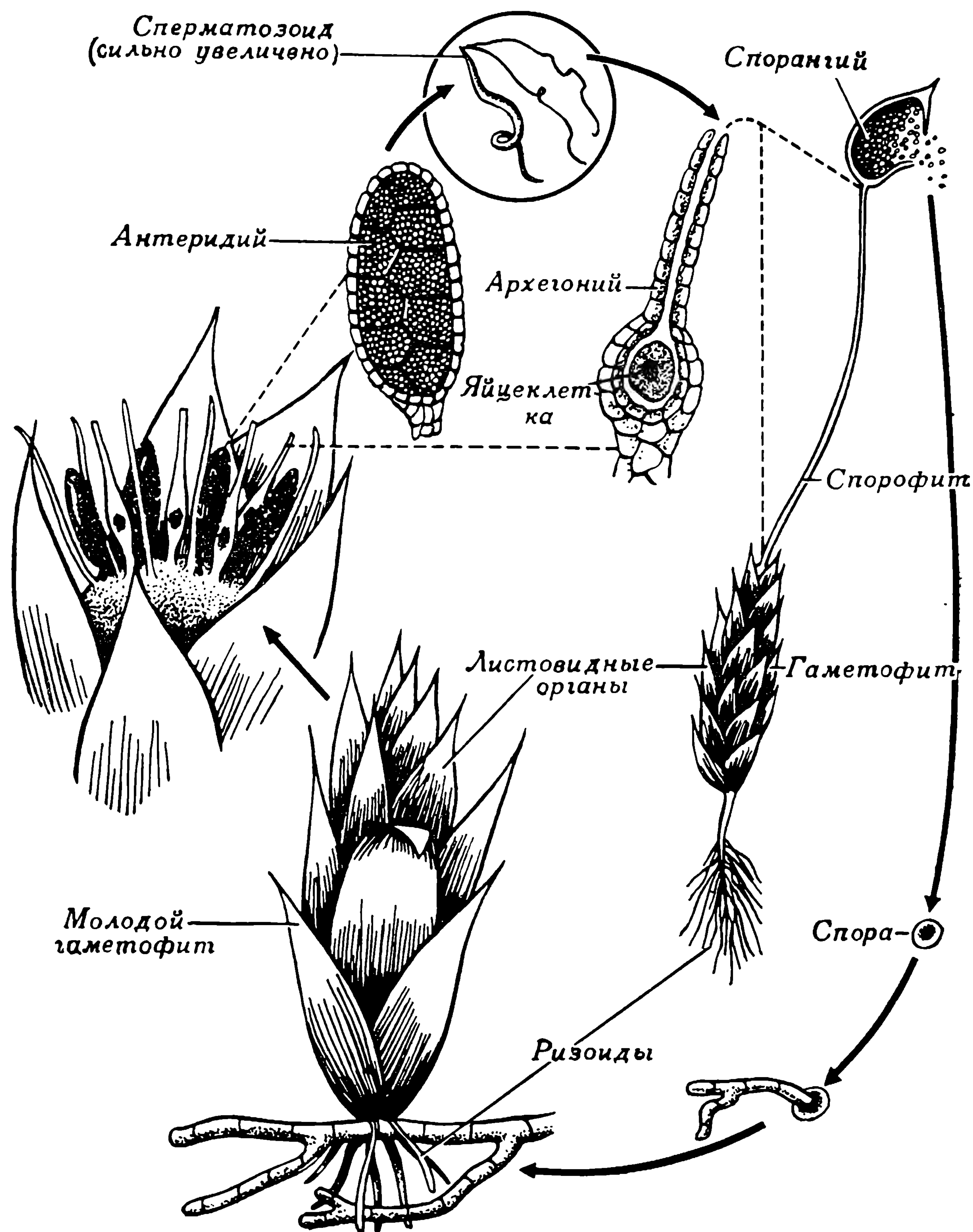


Рис. 194. Цикл развития растения мха.

это в действительности водоросль, «олений мох» — лишайник, а «испанский мох», свисающий с деревьев на юге США, — семенное растение, близкое к ананасу.

Строение всех мхов довольно сходно. Они состоят из нитевидного зеленого тела, *протонемы*, расположенного на поверхности почвы или в почве, от которого отходит вертикальный стебель со спирально расположенными листьями толщиной в одну клетку. От основания стебля тянутся многочисленные бесцветные, похожие на корни выросты, называемые *ризоидами*. Ввиду недостаточной эффективности ризоидов как водопоглощающего органа мхи никогда не достигают высоты более 15—20 см. Небольшая высота стебля обусловлена также отсутствием настоящих сосудистых и механических тканей.

162. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ МХОВ

Обычные небольшие зеленые облиственные растеньица, называемые *мхами*, — это гаметофитное поколение. Гаметофит состоит из единственного центрального стебля, окруженного листьями и удерживаемого в почве рядом тонких корневидных образований — *ризоидов*, поглощающих из почвы воду и соли. Клетки листа синтезируют все остальные необходимые для жизни растения соединения; следовательно, каждый гаметофит представляет собой независимый организм. Когда рост гаметофита заканчивается и он оказывается подготовленным к размножению, на верхушке стебля — в середине розетки листьев — развиваются половые органы (рис. 194). У одних видов растения раздельнополы, а у других на одном

и том же растении развиваются и мужские, и женские половые органы. Мужские половые органы — колбасовидные образования, называемые *антеридиями*, — продуцируют множество тонких, спирально закрученных сперматозоидов, каждый из которых несет по два жгутика. После дождя или сильной росы сперматозоиды освобождаются и подплывают по водной пленке, покрывающей растение, к ближайшему женскому половому органу, расположенному на том же или на другом растении. Колбовидный женский орган, называемый *архегонием*, содержит в своей базальной расширенной части одну крупную яйцеклетку. Архегоний выделяет химическое вещество, привлекающее сперматозоиды. Последние передвигаются по шейке архегония к его основанию, где один сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку. Образующаяся при этом зигота дает начало диплоидному спорофитному поколению.

В отличие от самостоятельного зеленого гаметофита спорофит представлен безлистным, бурым стебельком, паразитирующим на гаметофите; спорофит вырастает в ткань гаметофита при помощи особой *ножки* и питается за его счет. На противоположном верхнем конце ножки спорофита формируется *коробочка*. Клетки коробочки содержат хлоропласты и поэтому способны к образованию питательных веществ в процессе фотосинтеза. Внутри цилиндрической полости коробочки каждая диплоидная материнская клетка спор претерпевает мейотические деления, в результате которых образуются 4 гаплоидные споры, дающие начало поколению гаметофита.

Когда коробочка созревает, на ее верхнем конце образуется крышечка, которая отпадает. У некоторых мхов вскрывание коробочки со спорами затруднено наличием одного или двух колец клиновидных зубцов. В сырую погоду эти зубцы загибаются внутрь и предотвращают высыпание спор; при сухой погоде зубцы отгибаются наружу, споры освобождаются и легко разносятся ветром. Если спора попадает в благоприятные условия, она прорастает и развивается в *протонему* — зеленое разветвленное нитевидное тело, из которого путем почкования образуется несколько гаметофитов; на этом цикл развития мхов завершается. Бесполое размножение гаметофита происходит при помощи выводковых почек, формирующихся в выводковых корзинках.

163. ПЕЧЕНОЧНИКИ И РОГОЛИСТНИКОВЫЕ

Второй класс Bryophyta — печеночники — растения более простые и примитивные, чем

мхи. Некоторые из 9000 видов печеночников представляют собой лишайные стебли, плоские, иногда разветвленные лентовидные образования, лежащие на поверхности почвы и прикрепленные к ней многочисленными ризоидами (рис. 195). Другие виды имеют тенденцию к вертикальному росту, и их гаметофит напоминает лист. У третьих гаметофит дифференцирован на стебли, ветви и листья, но лишен проводящих пучков.

Эпидермис верхней поверхности гаметофита толщиной в одну клетку пронизан многочисленными порами, служащими для газообмена. Эпидермис нижней поверхности гаметофита покрыт многочисленными тонкими чешуйками, и от него отходят длинные тонкие ризоиды. Спорофит же, как и у мхов, растет как паразит на гаметофите. На верхней стороне гаметофита могут развиваться *выводковые корзиночки* (рис. 195), внутри которых образуются маленькие уплощенные выводковые почки. Эти почки отделяются от материнского растения и дают новые гаметофиты — один из видов бесполого размножения.

К *роголистникам* относится около 300 видов растений с небольшими листовидными, неравномерно ветвящимися гаметофитами. У типичного роголистника *Anthoceros* спорофит растет вертикально вверх в виде тонкой цилиндрической капсулы из погруженного в гаметофит основания (рис. 195).

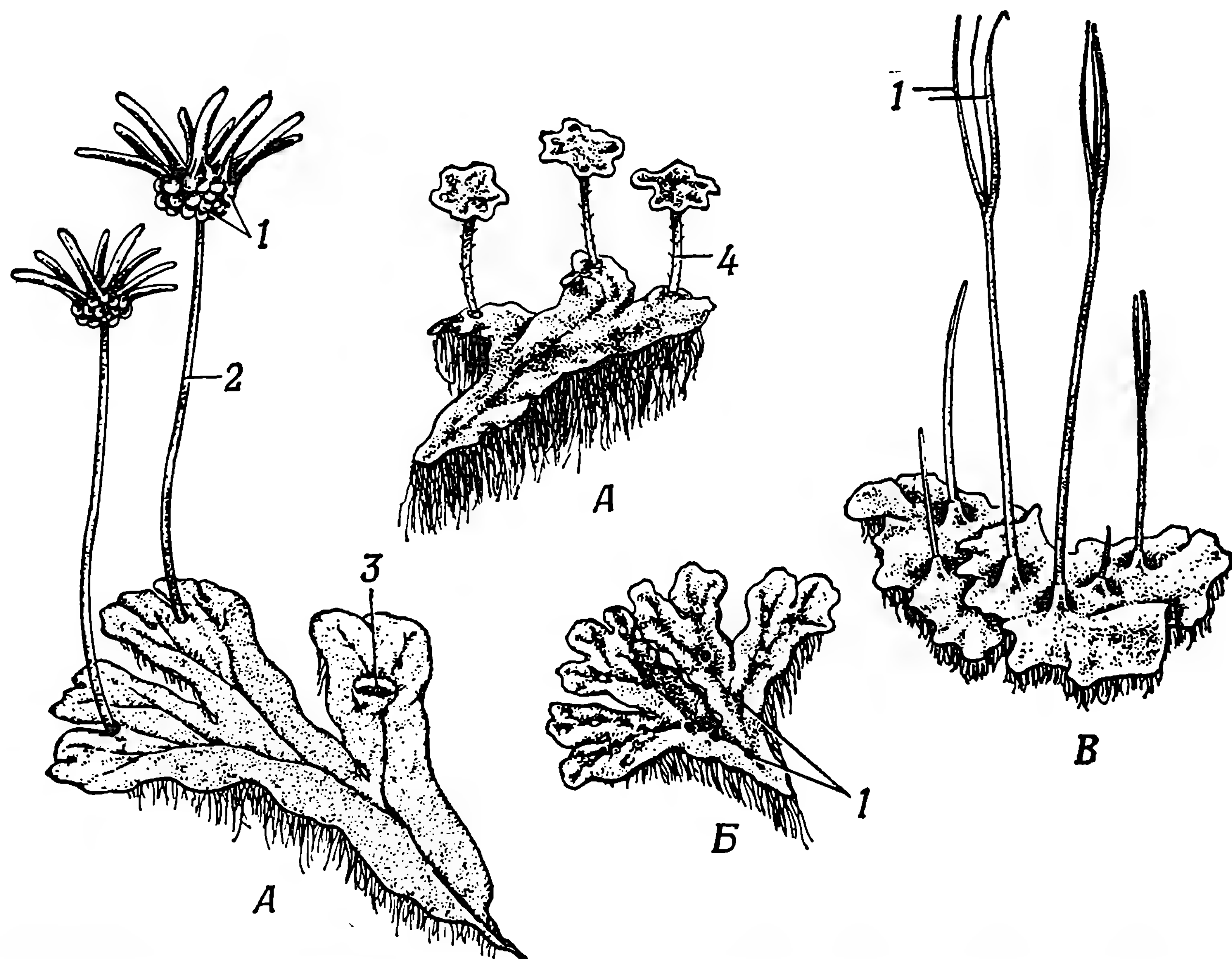
Мхи и печеночники по многим признакам близки к зеленым водорослям и, по-видимому, произошли от последних. Прежде считали, что высшие сосудистые растения развились из Bryophyta — от какого-либо печеночника или роголистника. Однако ископаемые остатки первых настоящих сосудистых растений относятся к силурийскому периоду, т. е. они появились около 360 млн. лет назад, тогда как остатки первых Bryophyta найдены лишь в отложениях верхнего карбона, который начался примерно на 100 млн. лет позже. На основании этих и других соображений ботаники теперь склоняются к мысли, что сосудистые растения произошли от зеленых водорослей независимо от мхов и что мхи представляют конец особой ветви родословного древа.

164. СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ (Tracheophyta)

Тип Tracheophyta — древняя и разнородная группа, к которой относятся господствующие в настоящее время наземные растения. Как показывает само название, характерной чертой сосудистых растений является наличие у спорофита сосудистых тканей — *ксилемы*

Рис. 195. Некоторые широко распространенные печеночники.

А. *Marchantia*. Б. *Riccia*. В. *Anthoceros*. В каждом растении плоская часть тела представляет собой гаметофит, на котором развивается спорофит. 1 — спорофиты; 2 — ножка архегония; 3 — выводковая корзиночка; 4 — ножка антеридия. Г и Д. Фотографии маршанции.



и флоэмы. Все сосудистые растения, подобно мхам, характеризуются жизненным циклом со сменой гаметофитного и спорофитного поколений. Однако спорофит высших растений — это свободноживущее растение, ведущее независимый образ жизни, тогда как гаметофит либо представлен небольшим самостоятельным растением, либо находится внутри спо-

рофита. Сосудистые растения делятся на четыре подтипа: 1) Psilopsida — наиболее примитивные сосудистые растения, из которых сохранилось только три группы; 2) Lycopsida, или плауны и полупшниковые; 3) Sphenopsida, или хвощи, и 4) Pteropsida — огромная группа, к которой относятся папоротники, хвойные и цветковые растения.

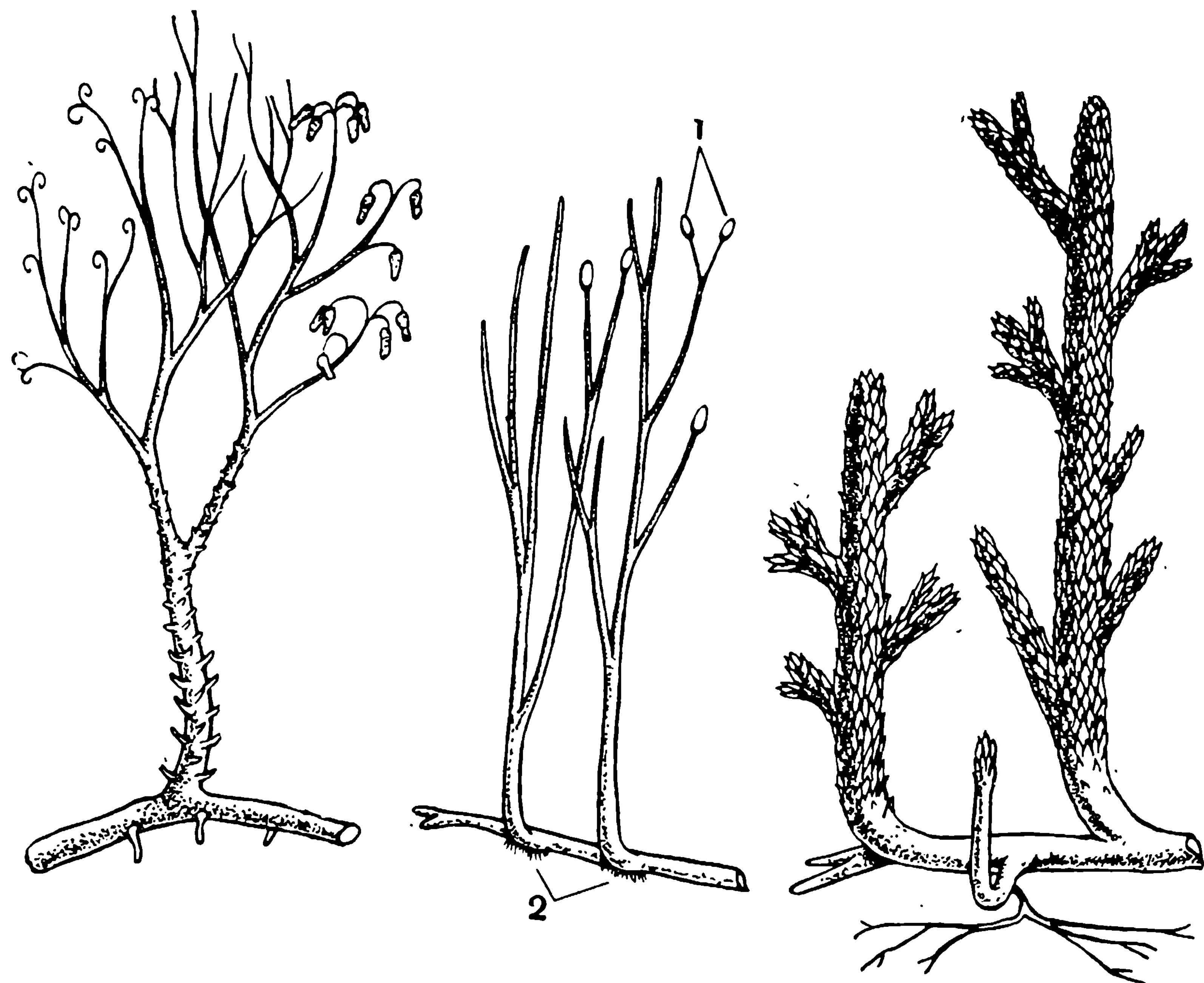


Рис. 196. Представители псилофитов — наиболее примитивных сосудистых растений, населявших Землю в течение девонского периода.

1 — спорангии; 2 — ризоиды.

Наиболее примитивные из сосудистых растений — Psilopsida — представлены единственным порядком Psilophytales, существовавшим в девонский период, а может быть, и еще раньше — в силурийский. Эти растения (рис. 196) достигали в высоту около 60 см и имели ползучий горизонтальный стебель, от которого отходили ветвящиеся вертикальные зеленые стебли. Кончики самых мелких веточек были скручены, и, вероятно, раскручивались по мере роста, как это наблюдается у современных папоротников. Эти растения были лишены корней, а листья у них либо отсутствовали, либо были мелкими, чешуевидными. Найденные в Шотландии ископаемые остатки псилофитов так хорошо сохранились, что позволяют изучить детали внутреннего строения.

В настоящее время известно всего три вида псилофитов. Эти живые ископаемые — мелкие простые субтропические растения, одно из которых — *Psilotum* — встречается на юго-востоке США. Спорофит лишен корней; от его подземного разветвленного стебля отходят вертикально вверх зеленые фотосинтезирующие ветви, несущие крошечные чешуевидные листья. Гаметофит представляет собой небольшое подземное незеленое тело, образующее органы полового размножения. Общепризнано, что Psilopsida являются предками других сосудистых растений. У представителей различных

ископаемых видов намечается тенденция к разного рода специализации отдельных частей, обнаруживаемой в более явной форме в других подтипах.

Подтип плаунообразных (Lycopsida), включающий плауны, полшениковые и их сородичей, был широко распространен в конце девонского периода и в каменноугольном периоде. Многие из них были высокими древовидными растениями. В настоящее время сохранилось всего четыре рода. Все это небольшие растения, обычно не достигающие 30 см в высоту. Они состоят из стелющегося по земле невзрачного стебля, от которого отходят вертикальные стебли с тонкими, плоскими, расположенными по спирали листьями (рис. 197). Стебель состоит из центрально расположенной ксилемы и окружающей ее флоэмы. Камбий отсутствует, и поэтому рост происходит только в точке роста. На верхушке стебля находятся специализированные листья — *спорофиллы*, собранные в *спорангий*, напоминающий сосновую шишку; внутри спорангиев образуются споры. У *Lycopodium* споры однородные; они прорастают и дают гаметофит. На гаметофите возникают половые органы, в которых образуются яйцеклетки и сперматозоиды. Развивающийся после оплодотворения зародыш в течение некоторого времени получает питание от гаметофита.

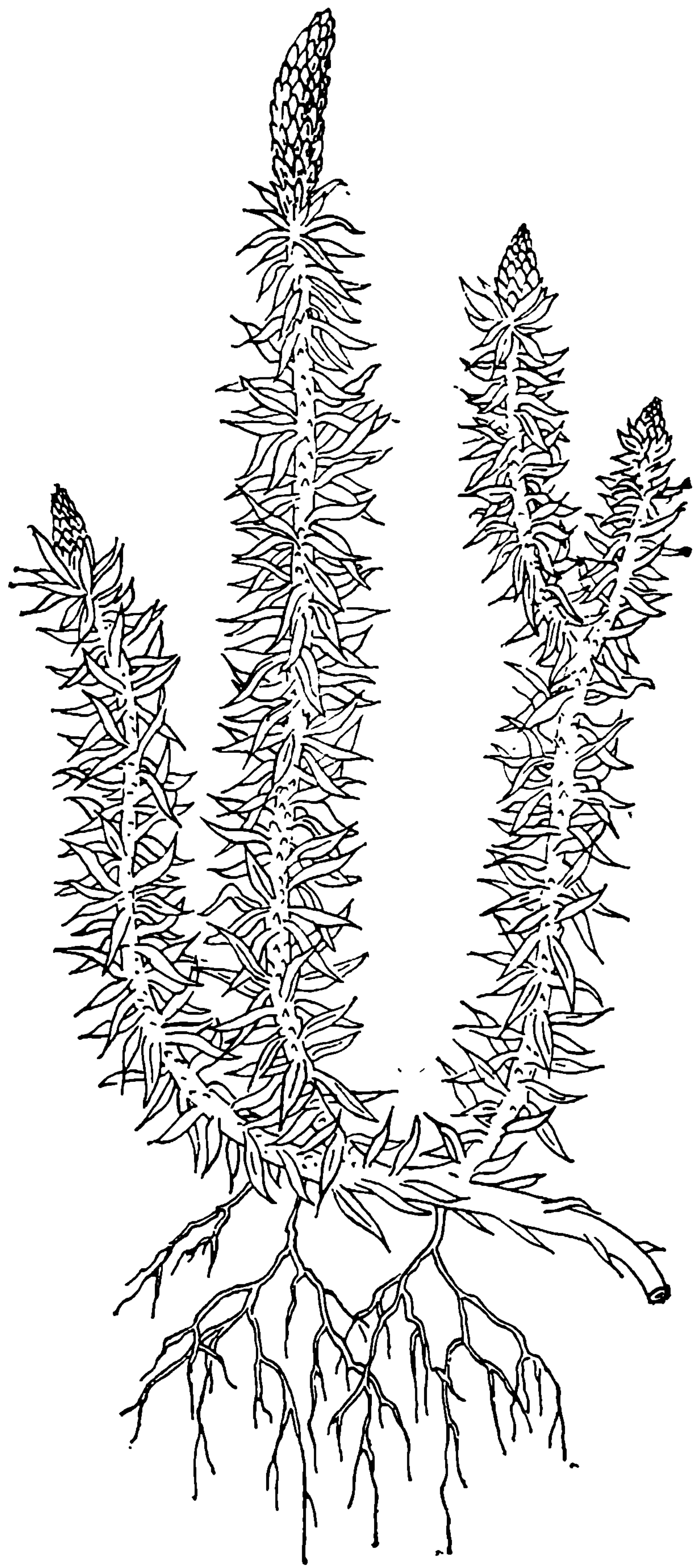


Рис. 197. Часть тела плауна *Lycopodium* (примерно 1/2 натуральной величины).

Видны спирально расположенные листья.

Другой род — *Selaginella* — эволюционировал дальше; он формирует споры двух типов — *макроспоры*, дающие при прорастании женский макрогаметофит, и *микроспоры*, развивающиеся при прорастании в мужской микрогаметофит (рис. 198). Поколение гаметофита сильно редуцировано и питается за счет спорофита. При увлажнении росой или дождем стенка микроспоры раскрывается и из нее освобождаются сперматозоиды; оказавшись вблизи макроспоры, сперматозоиды подплывают к ней и оплодотворяют гаплоидную яйцеклетку. Как и у семенных растений, зародыш образуется в женском гаметофите, который остается внутри спорофита. Хотя репродуктивный цикл этих растений превосходит цикл развития семенных растений, они не являются родоначальниками последних, а представляют собой конец одной из боковых ветвей эволюции. Один из видов *Selaginella*, встречающийся на юго-

западе США, во время засухи перекачивается с места на место в виде компактного шара сухих листьев, а при наличии влаги восстанавливает жизнедеятельность.

Третья группа плаунообразных — полушниковые — внешне значительно отличается от остальных. Эти листопадные многолетние растения обитают в болотистых местностях; их стебли погружены в почву, а тонкие перьевидные листья, напоминающие листья чеснока, направлены вверх (рис. 199). Листья прикреплены широкими основаниями к короткому стеблю, от которого отходят корни, направленные вниз. У основания листьев расположены спорообразующие органы.

Подобно двум предыдущим подтипам сосудистых растений, подтип *Sphenopsida* состоит преимущественно из ископаемых форм (рис. 200). Он возник в течение девона и был представлен многочисленными видами как небольших, так и гигантских древовидных растений высотой до 13 м. Развитие последних достигло расцвета в каменноугольный период; за счет остатков этих и некоторых других растений образовались залежи каменного угля, разрабатываемые в настоящее время. Современные клинолистные, называемые хвощами, — широко распространенные растения высотой обычно менее 40 см. Они встречаются от тропиков до полярного пояса во всех частях света, за исключением Австралии, как в болотистых, так и в сухих местностях. Отложения кремния в эпидермисе некоторых видов придают им шероховатость и абразивные свойства. Поэтому в далекие времена эти хвощи использовали для чистки горшков и кастрюль.

Спорофит у хвощей состоит из горизонтального разветвленного подземного стебля, от которого отходят тонкие ветвящиеся корни и членистые воздушные стебли. Стебель содержит многочисленные сосудистые пучки, расположенные кольцом вокруг центральной полости. На стебле ясно выражены узлы, делящие его на ряд сочлененных звеньев; от каждого узла отходит мутовка небольших вторичных веточек и мутовка мелких чешуевидных листьев (рис. 201). На концах некоторых веточек развиваются шишковидные органы, содержащие многочисленные образования, на внутренней поверхности которых формируются спорангии.

Споры, выпадающие из таких образований, прорастают и дают зеленый гаметофит, на котором развиваются органы, продуцирующие яйцеклетки и сперматозоиды. Образующаяся после оплодотворения зигота развивается в спорофит, который сначала паразитирует на гаме-

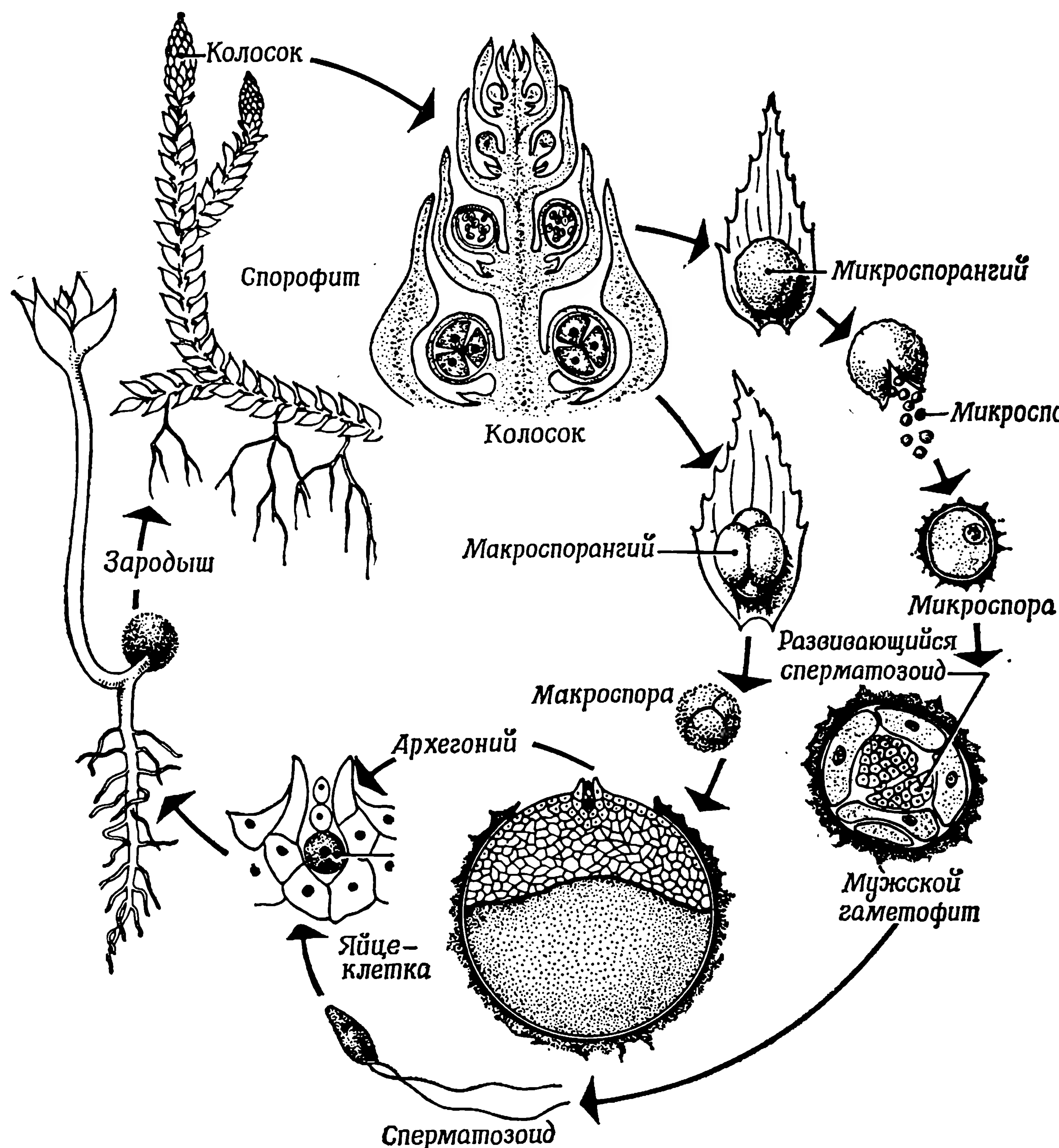


Рис. 198. Жизненный цикл *Selaginella*.

В колосках формируются споры двух типов: макроспоры, образующиеся в макроспорангиях и дающие женские гаметофиты, и микроспоры, образующиеся в микроспорангиях и дающие при прорастании мужские гаметофиты. Внутри мужского гаметофита развиваются сперматозоиды, которые, освободясь, приплывают к архегониям женского гаметофита и оплодотворяют находящиеся в них яйцеклетки. Оплодотворенная яйцеклетка развивается в новый спорофит.

тофите, а затем формирует собственные стебель и корни.

Подтип *Pteropsida* представляет собой самую крупную группу растительного царства. Он состоит из трех классов: *папоротники* (*Filicinae*), *голосеменные* (*Gymnospermae*) и *цветковые растения* (*Angiospermae*). Спорофиты этих растений имеют хорошо дифференцированные корни, стебли и листья, а гаметофиты у них сильно редуцированы; это либо самостоятельно существующие небольшие недолговечные растения, как у папоротников, либо очень мелкие образования, состоящие всего из нескольких клеток, как у хвойных и цветковых

растений. Листья *Pteropsida* обычно крупные и содержат многочисленные, часто ветвящиеся сосудистые пучки. Они возникли, по-видимому, из стеблей в результате их утолщения и видоизменения дистальных частей. У некоторых примитивных *Psilopsida* имеются листья, образующиеся таким путем, и от них-то, вероятно, и произошли *Pteropsida*. Наличие у папоротникообразных специализированных корней, стеблей и листьев делает их хорошо приспособленными к наземному существованию. Благодаря хорошо развитым сосудистым и механическим тканям они могут достигать больших размеров.

Рис. 199. Тело полушника *Isoetes* (в натуральную величину).
Справа — основание одного из листьев со спорангием.

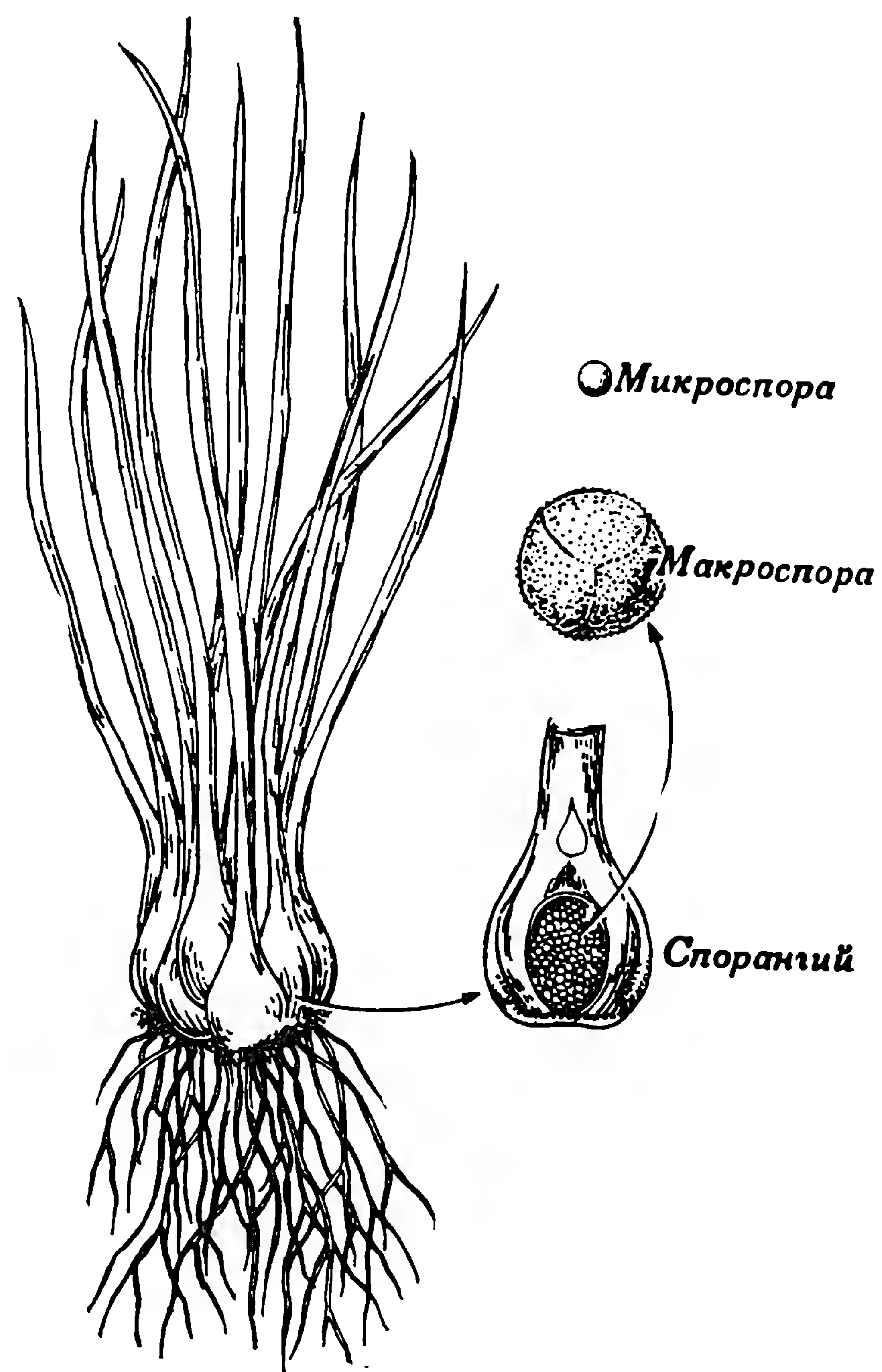


Рис. 200. Фотография каламита — ископаемого *Sphenopsida*.
Ясно видны мутовки длинных узких листьев.

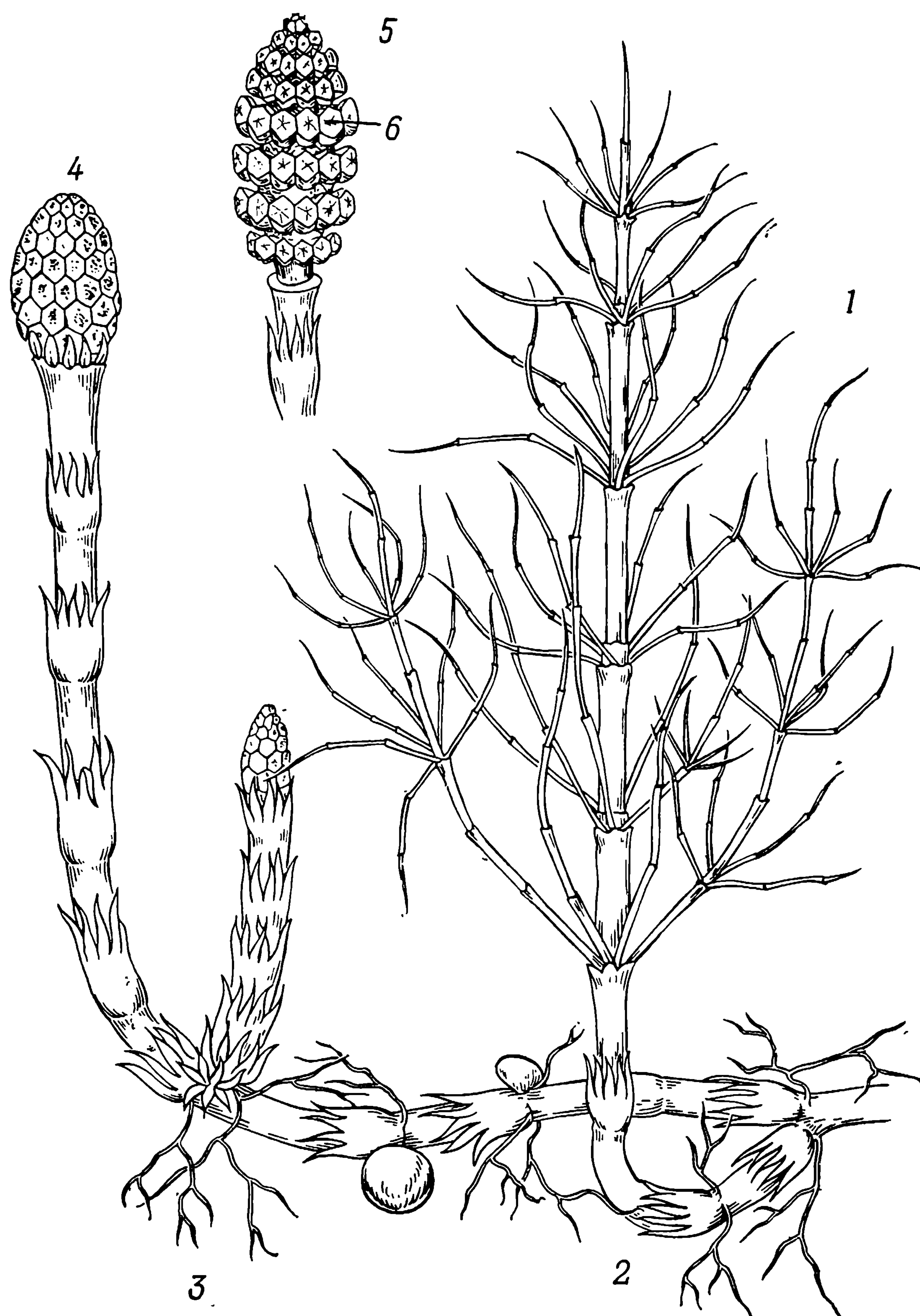


Рис. 201. Тело хвоща *Equisetum* (примерно 1/2 натуральной величины).

1 — вегетативный побег; 2 — корневище; 3 — придаточные корни; 4 — незрелый колосок; 5 — зрелый колосок; 6 — спорангиеносец.

165. КЛАСС Filicinae (ПАПОРОТНИКИ)

Известно около 9000 видов современных папоротников. Они широко распространены. В умеренной полосе папоротники предпочитают холодные, влажные, затененные местообитания. Особенно много папоротников в тропических лесах; некоторые из них достигают больших размеров и внешне напоминают пальмы своим вертикальным одревесневшим неразветвленным стеблем, несущим на верхушке пучок сложных листьев, или *вай*. Некоторые тропические *древовидные папоротники* достигают в высоту 16 м и имеют листья длиной до 4 м. У обычных папоротников умеренной полосы стебель растет горизонтально на поверхности почвы или непосредственно под ней. От него отходят волосовидные корни и вертикально

расположенные вайи. Стебли обычно многолетние, и каждый год от них отрастают новые вертикальные вайи. Листья папоротников в почке характерным образом скручены; в процессе роста они раскручиваются (рис. 202).

Корни папоротника, подобно корню семенного растения, имеют корневой чехлик, меристематическую зону, зону растяжения и зону созревания. Стебель содержит защитный слой эпидермиса, механическую и сосудистую ткани, а в листьях можно различить жилки, хлоренхиму, защитный слой эпидермиса и устьица. По всем этим признакам папоротники сходны с семенными растениями, и поэтому их объединяют в один подтип Pteropsida. В отличие от семенных растений у папоротников ксилема состоит из одних лишь трахеид, а споры у них все одинаковые и образуются в спорангиях

на нижней поверхности листьев. Спорофитное растение может существовать несколько лет, по несколько раз в год давая споры (рис. 203). В определенный период споры освобождаются, падают на почву и развиваются в плоский зеленый сердцевидный гаметофит диаметром 5—6 мм. Гаметофиты, называемые *заростками*, растут во влажных затененных местах, например под гниющими бревнами. Они имеют ризоиды, поглощающие из почвы воду и соли. Мужские и женские половые органы (*антеридии* и *архегонии*) возникают на нижней поверхности гаметофита. Каждый архегоний, обычно расположенный вблизи выемки сердцевидного гаметофита, содержит по одной яйцеклетке. В антеридиях, сосредоточенных на другом конце гаметофита, формируется большое число коротких спиралевидных сперматозоидов, или антерозоидов, снабженных жгутиками, с помощью которых они плавают. После дождя антерозоиды освобождаются и, привлекаемые химическим веществом, выделяемым архегониями, приплывают по воде, покрывающей нижнюю поверхность гаметофита, к яйцеклеткам. Оплодотворенная яйцеклетка начинает развиваться внутри архегония, образуя зародыш спорофита. Первоначально спорофит растет как паразит на гаметофите, но вскоре у него формируются собственные корни, стебель и листья, и он становится самостоятельным растением. Этим завершается цикл развития папоротника. Завоевание папоротниками суши оказалось неполным, поскольку поколение гаметофита может существовать только при обилии влаги и тени, а для слияния яйцеклетки и сперматозоида необходима водная среда.

В течение каменноугольного периода большие пространства были заняты лесами из дре-

вовидных папоротников. Их высокие тонкие стволы состояли из стебля, окутанного плотной массой корней, переплетавшихся между собой благодаря наличию волосков. Остатки этих древовидных папоротников также участвовали в образовании современных отложений каменного угля. Долгое время к папоротникам относили также другую группу ископаемых растений с папоротниковидными листьями. Однако изучение особенно хорошо сохранившихся ископаемых остатков показало, что эти растения давали семена. Теперь ботаники включают эту группу в класс *Gymnospermae*.

166. СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Остальные два класса подтипа *Pteropsida* — голосеменные (*Gymnospermae*) и покрытосеменные (*Angiospermae*) — отличаются от папоротников отсутствием самостоятельного поколения гаметофита. Для растений этих классов характерны две главные особенности: они образуют *семена*, содержащие зародыш, и их мужские гаметы соединяются с яйцеклетками путем *опыления* и последующего роста пыльцевой трубки. Семена обеспечивают широкое и быстрое распространение растений данного вида, они устойчивы к высуханию и к действию высоких и низких температур. Образование пыльцевой трубки устраняет необходимость в водной среде, по которой сперматозоид мог бы подплывать к яйцеклетке. Совершенно ясно, что успешное завоевание семенными растениями суши в значительной мере обязано именно этим двум характерным чертам.

Семенные растения образуют споры двух типов — *макроспоры*, из которых развивается женский гаметофит, и *микроспоры*, из которых

Рис. 202. Молодые растения папоротника. Видны молодые листья, раскручивающиеся по мере развития.



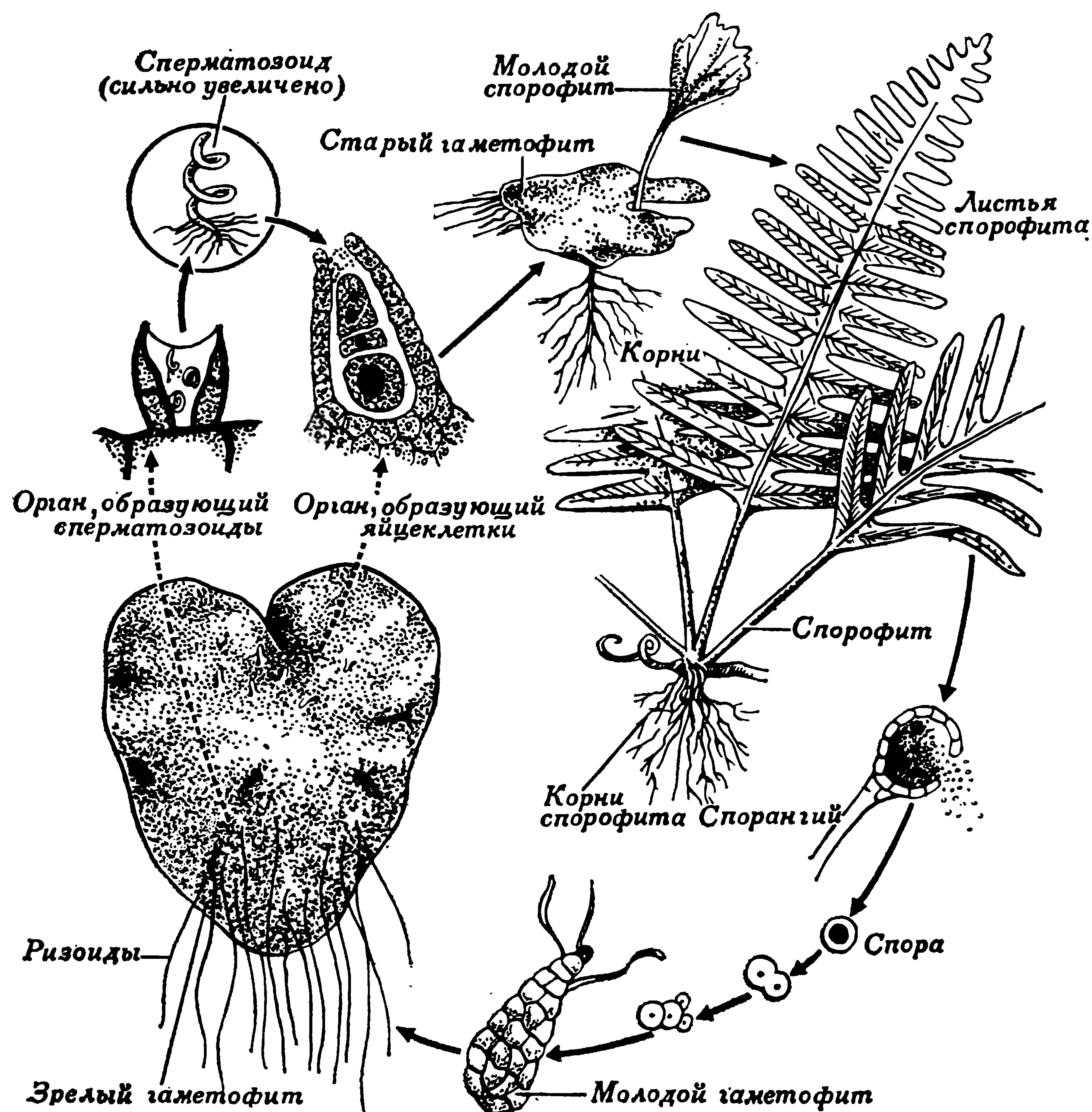


Рис. 203. Цикл развития папоротника.

Как и у мхов, здесь происходит смена полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений; обычное довольно крупное растение папоротника представляет собой спорофит.

развиваются мужские гаметофиты, или *пыльца*. Женский гаметофит остается внутри макроспоры и дает начало гамете, которая здесь же и оплодотворяется. Формирование из зиготы зародыша с зачатками листьев, стеблей и корней также происходит внутри семенных покровов, образованных материнским спорофитом. Таким образом, отдельные части семени относятся к трем разным поколениям: *зародыш* — это новый спорофит, *эндосперм* — запасная ткань, образованная женским гаметофитом, а *семенные покровы* сформированы старым спорофитом.

Свыше 250 тыс. видов семенных растений приспособились к существованию в различных наземных местообитаниях. Они весьма различны по размерам — от крошечной ряски, имеющей всего несколько миллиметров в диаметре, до гигантских мамонтовых деревьев. Семенные растения имеют наибольшее значение для человека как источники пищи, лекарственных ве-

ществ, промышленного сырья и строительного материала. Два класса семенных растений, *Gymnospermae* и *Angiospermae*, отличаются друг от друга характером взаимоотношений между семенами и сформировавшими их образованиями. Семена покрытосеменных возникают внутри *плода*, и семенные покровы развиваются из стенки семяпочки цветка. Некоторые покрытосеменные, например пшеница, кукуруза, подсолнечник и клен, как будто нарушают это правило. Однако на самом деле они имеют покрытые семена, так как образование, называемое обычно *семенем*, — это в сущности плод, заключающий в себе настоящее семя. Семена голосеменных возникают различным образом, обычно в шишках, но они никогда не бывают действительно покрыты, как семена покрытосеменных. Возникновение семян в процессе эволюции в огромной степени содействовало успешному развитию семенных растений. В самом деле, запасы питательных

веществ в семени поддерживают зародыш до тех пор, пока он не перейдет к самостоятельному образу жизни; прочные наружные семенные покровы защищают зародыш от жары, холода, высыхания и от паразитов; семена служат также средством распространения вида.

167. GYMNOSPERMAE (ГОЛОСЕМЕННЫЕ)

Голосеменные — деревянистые растения, по строению лишь незначительно отличающиеся от деревянистых покрытосеменных. У них нет цветков, и их семена образуются на внутренней стороне чешуевидных листьев, обычно расположенных спиралью в форме *шишки*. В настоящее время насчитывается около 700 видов голосеменных, но в прежние геологические эпохи они были представлены значительно большим числом видов. Современные голосеменные делятся на четыре порядка: Coniferales (хвойные), Cycadales (саговники), Ginkgoales (гинкго) и Gnetales (хвойниковые). Три других порядка голосеменных — Cycadofilicales (семенные папоротники), Bennettitales (беннеттиты) и Cordaitales (кордаиты) — известны только в виде ископаемых остатков. Помимо способа размножения, голосеменные отличаются от покрытосеменных тем, что у них в ксилеме стебля имеются только трахеиды и древесная паренхима, а древесные волокна и сосуды отсутствуют. Поэтому голосеменные относят к числу пород не с твердой, а с мягкой древесиной.

Из современных голосеменных наибольшего расцвета достигли хвойные — сосна, кедр, ель, пихта и мамонтово дерево. Игловидные листья этих вечнозеленых растений хорошо приспособлены к неблагоприятным условиям жаркого лета и холодной зимы и устойчивы к повреждению сильными ветрами. Под слоем толстостенного, сильно кутинизированного эпидермиса листьев расположен слой толстостенной склеренхимы. Устьица погружены в глубокие полости, пронизывающие склеренхиму. Хвойные формируют шишки двоякого рода — в одних образуется пыльца, в других — яйцеклетки. Пыльца мужских шишек разносится ветром и попадает на женские шишки, где и происходит оплодотворение яйцеклеток. У сосны между опылением и оплодотворением может пройти около года, а между оплодотворением и опадением семян — несколько лет.

Хвойные имеют большое хозяйственное значение, так как они дают более 75% древесины, используемой в строительстве, в бумажной промышленности и для производства пластических масс. Из ряда хвойных добывают смолы,

служащие сырьем для изготовления скипидара, дегтя и масел. Семена некоторых хвойных (например, кедровые орехи) употребляют в пищу; ароматические масла можжевельника применяются для ароматизации спиртных напитков, например джина.

Саговники произрастают преимущественно в тропиках и субтропиках. Их стебли либо короткие, клубневидные и расположены под землей, либо имеют цилиндрическую форму и растут вертикально вверх. Широкие, сложные рассеченные листья саговников (рис. 204) придают им сходство с папоротниками или небольшими пальмами, за которые их нередко принимают. В США в диком виде встречается только один представитель саговников — саговая пальма *Zamia*, растущая во Флориде. В противоположность сосне, у которой на одном и том же дереве образуются шишки обоих типов, популяции саговников состоят из деревьев двух типов — одни дают только шишки, в которых образуется пыльца, другие — только шишки, в которых формируются яйцеклетки. Эти деревья нельзя назвать «мужскими» и «женскими», так как они являются спорофитами, которые бесполом путем образуют соответственно мужские и женские гаметофиты.

Гинкго — единственный сохранившийся до наших дней представитель некогда многочисленного и широко распространенного порядка. Он встречается в Китае и Японии, где его выращивали как декоративное растение из-за необычных веерообразных листьев, опадающих осенью (рис. 205). Подобно саговникам, каждое дерево гинкго может образовывать либо только мужские (формирующие пыльцу), либо только женские (формирующие яйцеклетки) шишки. Гинкго и саговниковые — единственные семенные растения, образующие плавающие сперматозоиды, а не ядра пыльцевой трубки.

Хвойниковые — небольшой порядок голосеменных, к которому относятся некоторые своеобразные растения. В США встречается только эфедра — низкий, сильно ветвящийся кустарник с голыми побегами и рудиментарными чешуевидными листьями, внешне напоминающими листья хвощей. *Welwitschia*, растущая в пустыне на юго-западе Африки, состоит из короткого толстого ствола, частично уходящего в почву, с двумя длинными и плоскими кожистыми листьями. Это растение может жить несколько столетий, но оно никогда не образует новых листьев, кроме этих двух, которые под действием песков и ветров пустыни превращаются в лохмотья.

Голосеменные во многих отношениях лучше приспособлены к наземному образу жизни и

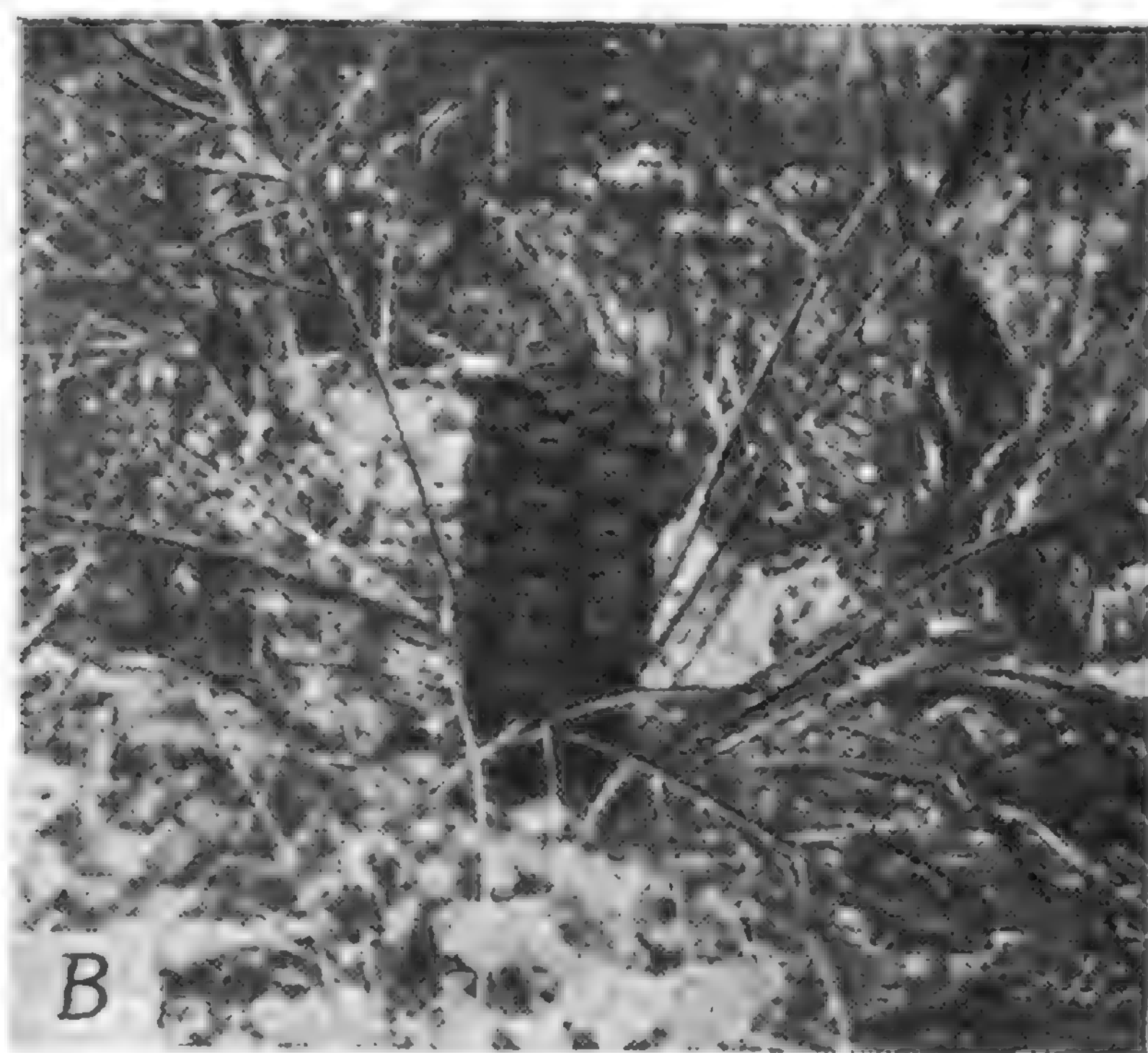


Рис. 204. Саговники.

А. *Cycas*. Б. Мужское растение *Zamia*. В. Зрелое плоносящее растение *Zamia*.

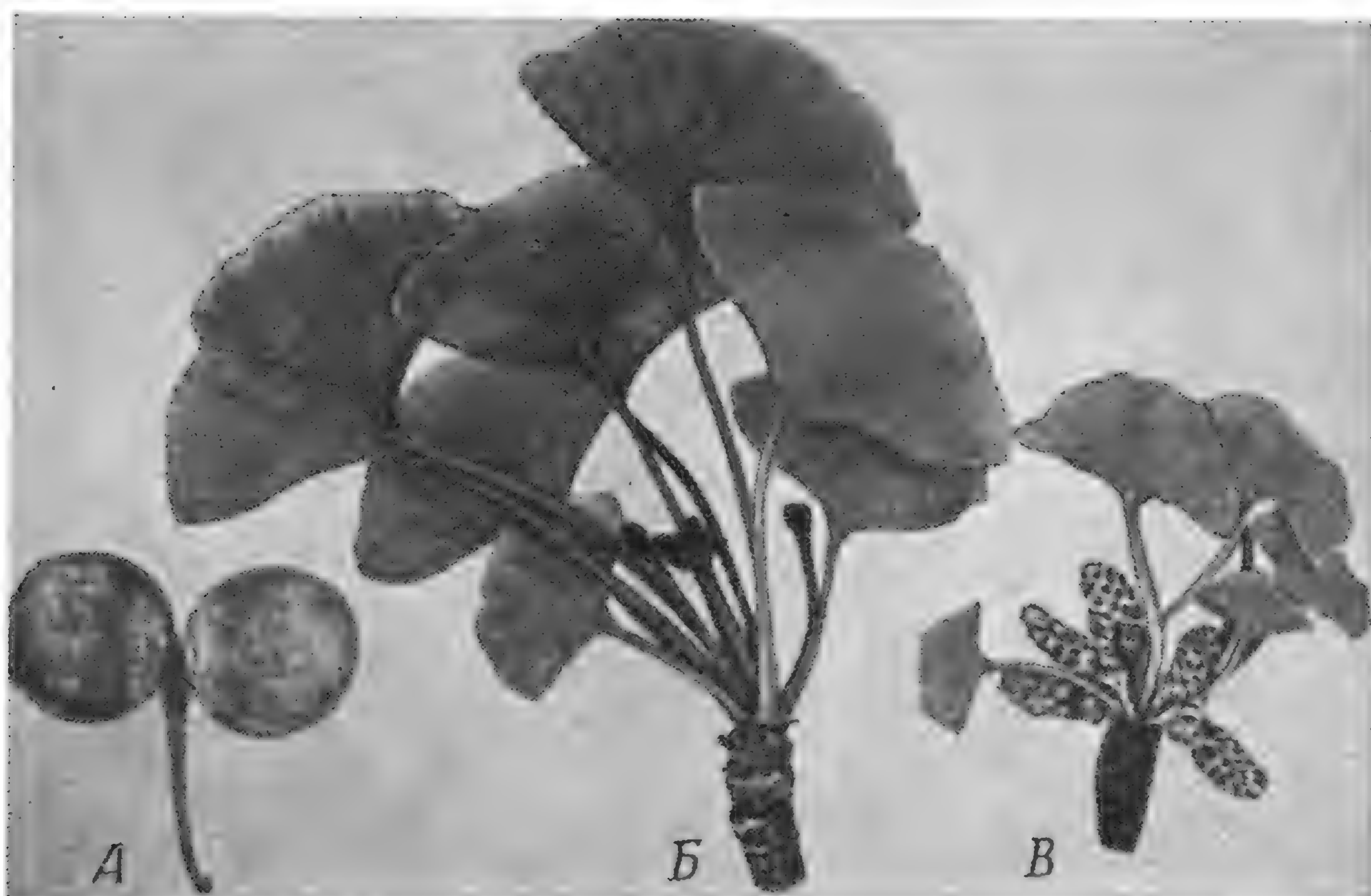


Рис. 205. Побеги гинкго.

А. Зрелые семена. Б. Побег с листьями и молодыми семяпочками. В. Побег с листьями и мужскими шишками.

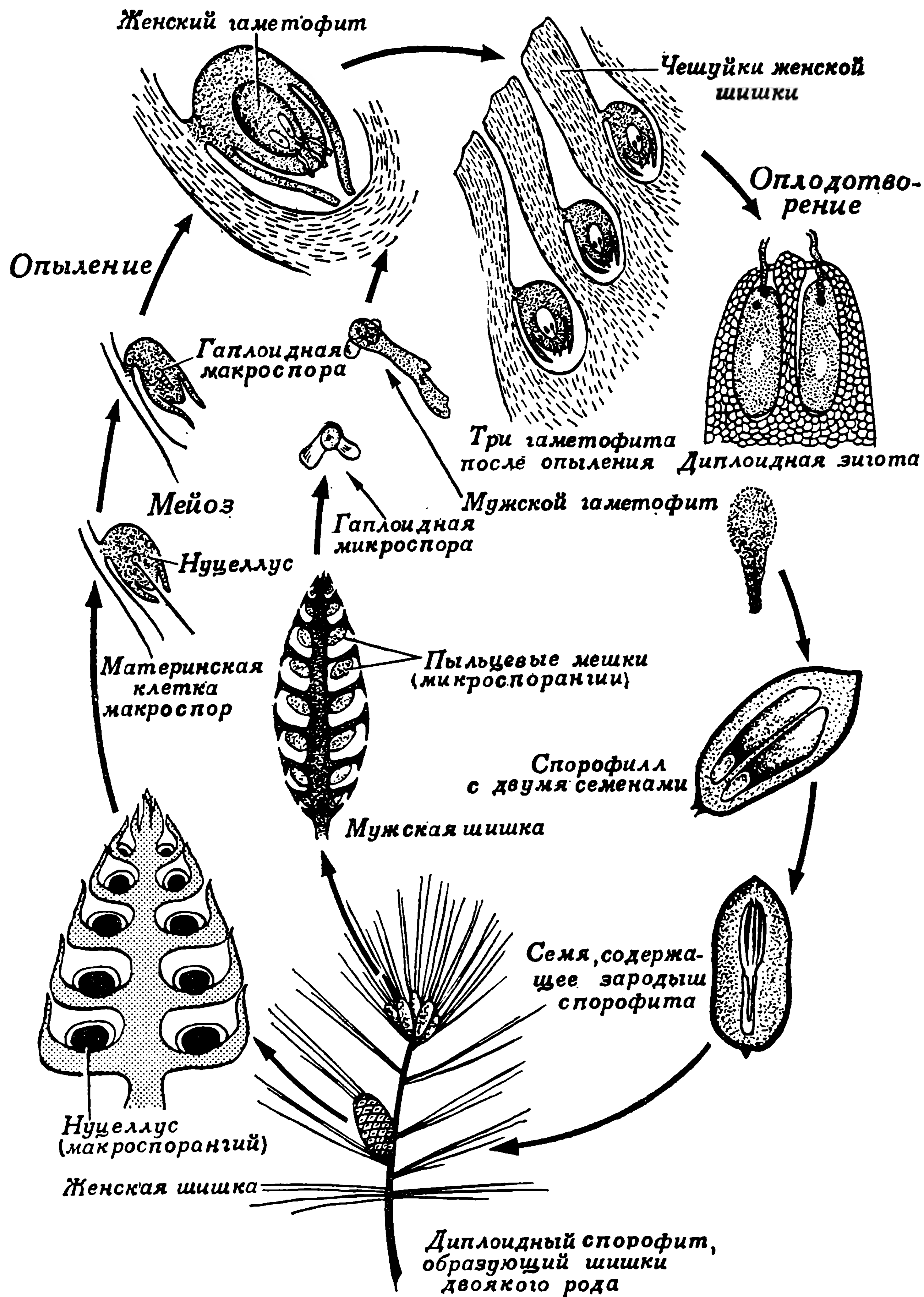


Рис. 206. Цикл развития сосны.

более высокоразвиты, чем папоротники. Их размножение не зависит от наличия воды, так как пыльца переносится с мужского гаметофита на женский ветром; оплодотворение совершается при помощи пылевой трубки, заменяющей подвижные сперматозонды; у них образуются семена. Благодаря развитию камбия, формирующего вторичную древесину, многие семенные растения могут достигать больших размеров.

168. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Циклы развития голосеменных представляют собой как бы переходную ступень между циклами развития папоротников и покрытосеменных. Так, например, сосна образует шишки двоякого рода — мелкие мужские, не более 2,5 см в длину, и крупные женские, достигающие у некоторых видов 45 см в длину (рис. 206). Женская шишка состоит из ряда чешуек, на по-

верхности каждой из которых находится по две семязпочки. В каждой *семязпочке* имеется диплоидная *макроспоровая материнская клетка*. Последняя делится мейотически, с образованием четырех гаплоидных *макроспор*, из которых лишь одна функционирует и развивается в многоклеточный *макрогаметофит*. На каждом таком макрогаметофите имеется по 2—3 женских половых органа (архегония), содержащих по одной крупной яйцеклетке. На нижней стороне каждой чешуйки мужской шишки находится по два *микроспорангия*. В этих микроспорангиях имеется большое число *микроспоровых материнских клеток*, каждая из которых делится мейотически и образует четыре *микроспоры*. Находящиеся в микроспорангии, или в пыльцевом мешочке, микроспоры подвергаются делению и образуют четырехклеточный *микрогаметофит*, или *пыльцевое зерно*. Свободная пыльца разносится ветром. Достигнув женской шишки, пыльцевое зерно проникает в семязпочку через особое отверстие — *микropиле* — и соприкасается с макроспорангием.

Может пройти больше года, прежде чем одна из клеток пыльцевого зерна превратится в пыльцевую трубку, которая прорастает через макроспорангий и достигает макрогаметофита. Другая клетка пыльцевого зерна делится, образуя не подвижный сперматозоид, как у низших растений, а два мужских *генеративных ядра*. Когда конец пыльцевой трубки достигает шейки архегония и вскрывается, из него выходят два мужских ядра, которые оказываются рядом с яйцеклеткой. Одно из них сливается с ядром яйцеклетки, образуя диплоидную зиготу, а другое исчезает. После оплодотворения зигота делится и дифференцируется, образуя зародыш спорофита, окруженный тканями женского гаметофита, а также тканями материнского спорофита. Весь этот комплекс представляет собой *семя*.

Ткани макрогаметофита, снабжающие развивающийся зародыш питательными веществами, образуют *эндосперм*. Однако они состоят из гаплоидных клеток, а не из триплоидных ($3n$), как клетки эндосперма покрытосеменных, хотя и те и другие служат для обеспечения зародыша питанием. После кратковременного периода роста, в течение которого формируются несколько листовидных *семядолей*, *эпикотиль* (дающий начало стеблю) и *гипокотиль* (дающий начало первичным корням), зародыш переходит в состояние покоя и остается в этом состоянии, пока не упадет на землю. Попадая в благоприятные условия, семя прорастает и развивается в зрелый спорофит — сосну.

169. ANGIOSPERMAE (ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ)

Класс Angiospermae, или настоящих цветковых растений, — наиболее обширный в растительном царстве. К нему относится около 200 тыс. видов деревьев, кустарников, вьющихся растений и трав, приспособленных чуть ли не к любому местообитанию. Некоторые покрытосеменные полностью погружены в воду, другие произрастают в крайне сухих местностях. Подавляющее большинство растений этого класса автотрофны, но некоторые, например орхидеи, вертляница и омела, совсем или почти совсем лишены хлорофилла и ведут (частично или полностью) паразитический образ жизни. У отдельных покрытосеменных выработались приспособления для захватывания насекомых и других мелких животных, и они стали голозойными и плотоядными. Многие покрытосеменные завершают весь цикл развития, от прорастания семени до образования новых семян, в течение одного месяца, тогда как другие достигают зрелости лишь через 20—30 лет. Одни живут только в течение одного вегетационного периода, другие — несколько столетий. Форма стеблей, листьев и корней у покрытосеменных чрезвычайно разнообразна, но основной общий для всех их представителей признак — это образование цветков.

Покрытосеменные отличаются от голосеменных сильным развитием сосудов ксилемы, формированием цветков и плодов, наличием (помимо спорофиллов) чашелистиков и лепестков, формированием *пестика*, через который пыльцевая трубка прорастает до семязпочки и яйцеклетки (вспомним, что у голосеменных пыльца попадает на поверхность семязпочки и пыльцевая трубка направляется прямо к последней), а также дальнейшей редукцией гаметофита, который сведен к нескольким клеткам, полностью паразитирующим на спорофите.

Ископаемые остатки покрытосеменных были найдены в горных породах мелового периода. По мнению большинства ботаников, они произошли от каких-то примитивных голосеменных. Однако в более ранних отложениях не найдено остатков промежуточных форм, которые бы дали возможность установить, какая именно форма голосеменных могла быть предком покрытосеменных.

Класс Angiospermae делится на два подкласса: Dicotyledoneae (двудольные), содержащий по крайней мере 175 000 видов, и Monocotyledoneae (однодольные), объединяющий около 75 000 видов. Эти подклассы отличаются друг от друга следующими признаками:

1) у зародыша однодольных имеется только

одна семядоля, тогда как у зародыша двудольных их две, семядоли заполнены крахмалом и другими питательными веществами, которые обеспечивают зародыш и проросток до тех пор, пока последний не становится способным к самостоятельному питанию за счет фотосинтеза;

2) листья однодольных характеризуются параллельным жилкованием и ровными краями; у листьев двудольных жилки ветвятся, а края обычно рассеченные или зубчатые;

3) число частей цветка — лепестков, чашелистиков, тычинок и пестиков — у однодольных равно (или кратно) трем, а у двудольных равно (или кратно) четырем или пяти;

4) у однодольных пучки сосудов ксилемы и флоэмы разбросаны по всему стеблю; у двудольных сосуды ксилемы и флоэмы либо собраны в центре стебля, либо расположены кольцами между корой и сердцевинной.

Как однодольные, так и двудольные делятся на множество разных семейств, названия которых происходят обычно от какого-нибудь особенно характерного представителя. Так, к однодольным относятся семейства злаков, пальм, лилейных, орхидных и ирисовых. Наиболее важные семейства двудольных — лютиковые, крестоцветные, розоцветные, кленовые, кактусовые, гвоздичные, первоцветные, синюховые, губоцветные, бобовые, зонтичные и сложноцветные. К семейству розоцветных относятся, например, помимо розы, также яблоня, груша, слива, вишня, абрикос, персик, миндаль, земляника, малина, боярышник и другие.

170. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

У покрытосеменных еще происходит смена поколений — спорофита и гаметофита, однако гаметофит редуцирован до нескольких клеток, находящихся в тканях *цветка* спорофита (рис. 207). Спорофит — это обычные, хорошо знакомые нам деревья, кустарники или травы. Не у всех растений цветки легко различимы; мелкие зеленые цветки злаков и некоторых деревьев существенно отличаются от тех ярко окрашенных образований, которые мы обычно называем цветками.

Цветок. Цветок покрытосеменных — это измененный побег, содержащий вместо обычных зеленых листьев концентрически расположенные листья, модифицированные для выполнения функции размножения. Типичный цветок состоит из концентрически расположенных элементов четырех типов, прикрепленных к *цветоложу* — расширенному концу цветоносного стебля. Самые внешние элементы —

чашелистики — обычно бывают зеленого цвета и больше всех похожи на настоящие листья. Внутри кольца чашелистиков расположены *лепестки*, в большинстве случаев ярко окрашенные для привлечения насекомых или птиц, обеспечивающих опыление.

Непосредственно внутри кольца лепестков находятся *тычинки* — мужские части цветка. Каждая тычинка состоит из тонкой *тычиночной нити* с расположенным на ее конце *пыльником*. Пыльник представляет собой группу *пыльцевых мешков* (микроспорангиев), каждый из которых содержит материнские клетки микроспор, так называемые *материнские клетки пыльцы*. В результате мейоза каждая из этих диплоидных клеток образует четыре гаплоидные микроспоры, которые после деления ядра превращаются в молодые микрогаметофиты, или *пыльцевые зерна*.

В самом центре цветка расположено кольцо *пестиков* (или один пестик, образовавшийся в результате слияния нескольких пестиков). Пестик состоит из утолщенной полой нижней части — *завязи* и отходящего от нее длинного тонкого *столбика*, который вверху заканчивается уплощенным *рыльцем*. Последнее обычно выделяет липкую жидкость для улавливания и удерживания попавших на пестик пыльцевых зерен. Все эти части цветка чрезвычайно разнообразны по числу, расположению и форме. Цветок, содержащий и тычинки и пестики, называется *обоеполым*; цветки, лишенные либо тычинок, либо пестиков, — *однополыми*. Однополые цветки, содержащие только тычинки, называются *тычиночными*; однополые цветки, содержащие только пестики, называются *пестичными*. Ива, тополь и финиковая пальма относятся к числу растений, у которых одни особи несут только тычиночные цветки, а другие — только пестичные. Органы размножения цветковых растений — тычинки, пестики, рыльце, столбик и т. д. — были изучены и получили свои названия до того, как стали известны различные стадии чередования поколений, и до того, как был выявлен параллелизм основных черт цикла развития мхов, папоротников и цветковых растений.

В завязи, расположенной у основания пестика, находятся одна или несколько *семяпочек*. Последние представляют собой макроспорангий, окруженный 1 или 2 интегументами. Как правило, каждая семяпочка содержит одну *материнскую клетку макроспоры*, которая в результате мейоза образует четыре гаплоидные *макроспоры*. Одна из макроспор развивается в *макрогаметофит*; остальные три разрушаются. Ход развития макрогаметофита специ-

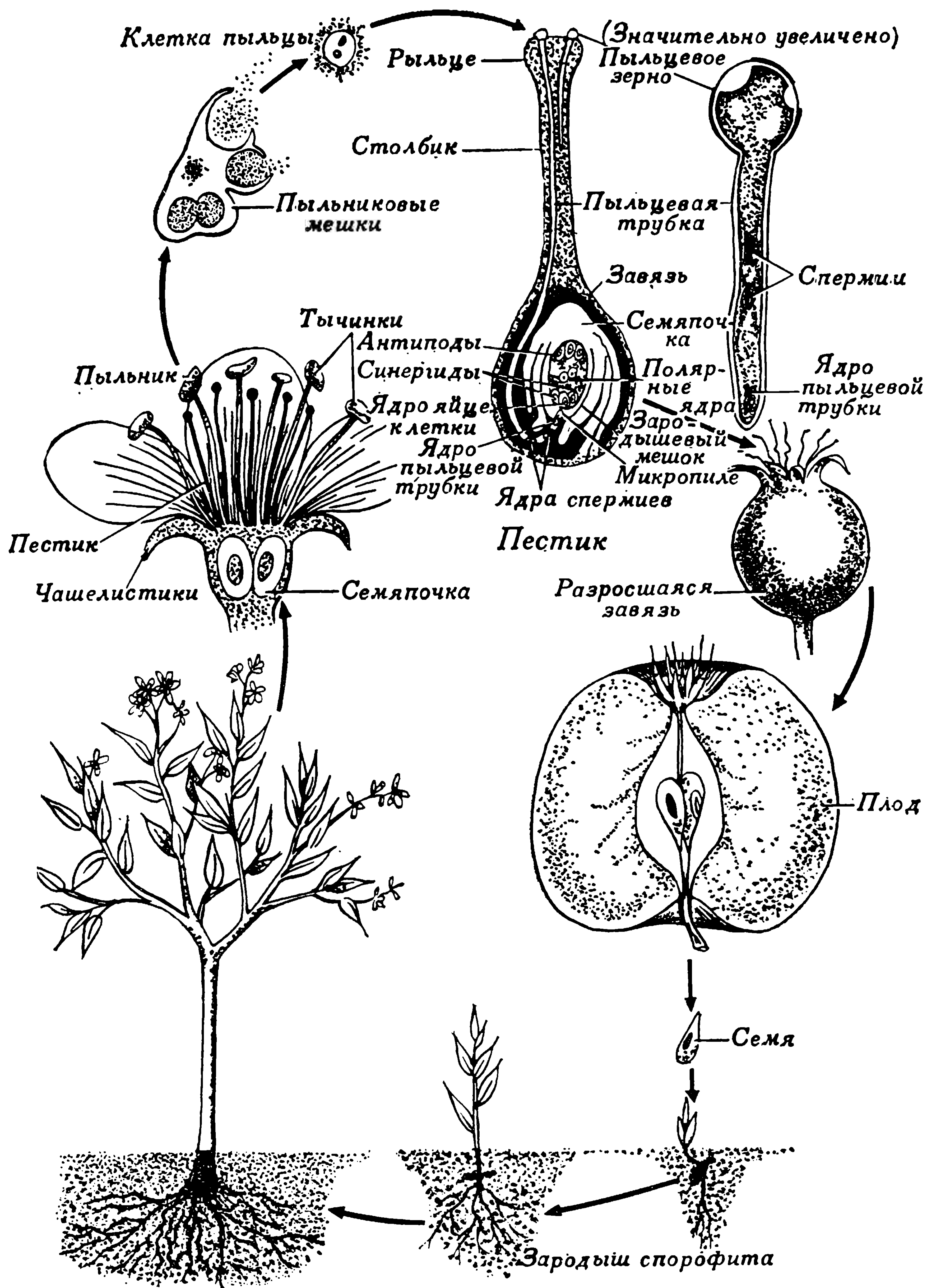


Рис. 207. Цикл развития яблони.

фичен для каждого вида; в типичном случае макроспора значительно увеличивается и ее ядро делится. Два дочерних ядра мигрируют на противоположные концы клетки, каждое из них делится, а затем делятся и эти дочерние ядра. Образующийся таким образом макрогаметофит, называемый зародышевым мешком, представляет собой восьмиядерную клетку с четырьмя ядрами у каждого конца. По одному ядру с каждого конца перемещается к центру клетки; эти два ядра, лежащие рядом в цент-

ре клетки, называются *полярными ядрами* (рис. 208). Одно из трех ядер, лежащих на одном конце макроспорофита, становится *ядром яйцеклетки*, а два других и три ядра, находящиеся на другом конце, исчезают.

Гаплоидная микроспора развивается внутри пыльцевого мешка в микрогаметофит, или пыльцевое зерно. Ядро микроспоры делится, образуя крупное *ядро пыльцевой трубки* и меньшее по размерам *генеративное ядро*. В большинстве случаев на этой стадии пыльца осво-

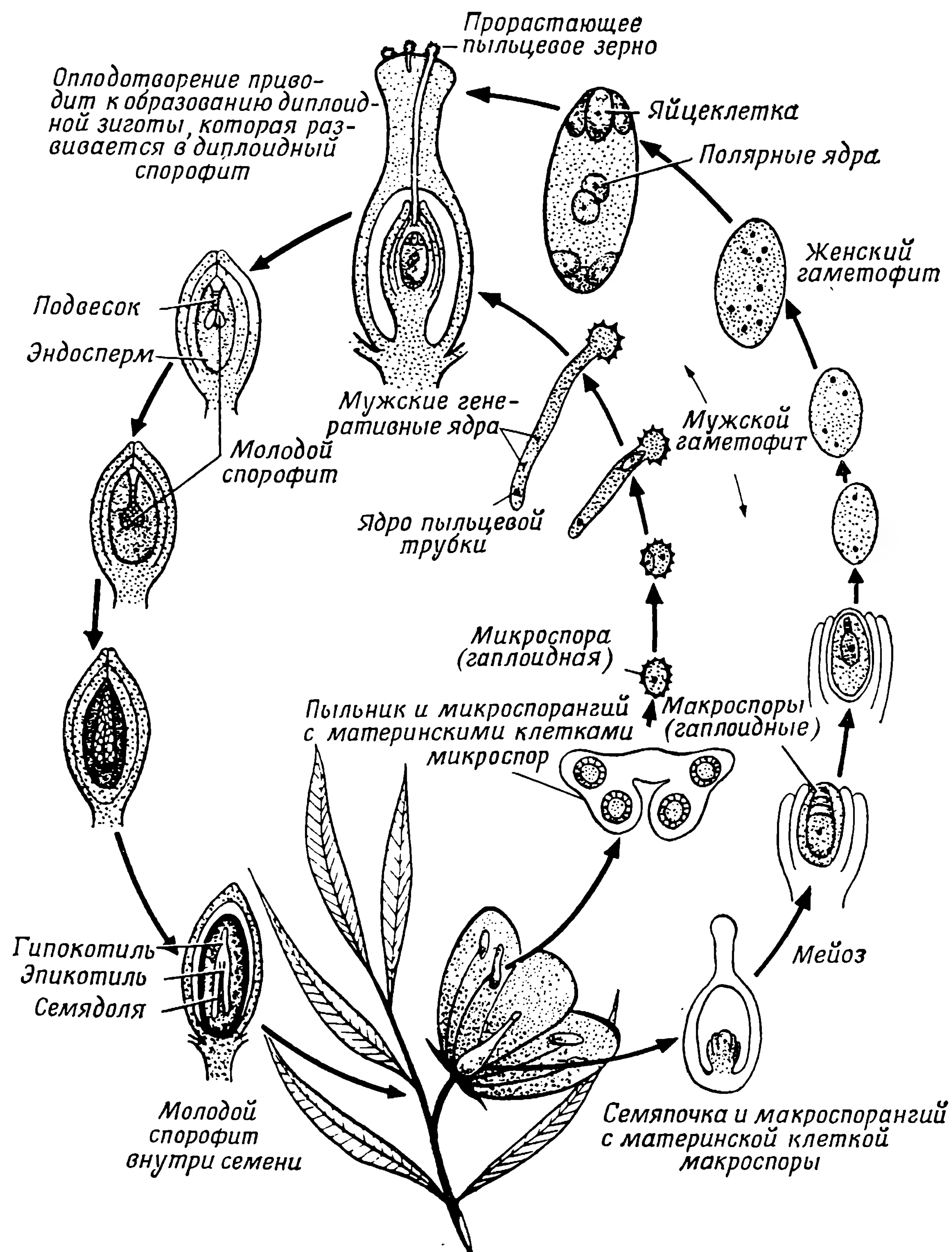


Рис. 208. Оплодотворение и образование семян у двудольных.

бождается и переносится ветром, насекомыми или птицами на рыльце того же или ближайшего цветка. Попадая на рыльце, пыльца прорастает. При прорастании пыльцы образуется *пыльцевая трубка*, растущая по столбику вниз к семязпочке. Кончик пыльцевой трубки выделяет ферменты, растворяющие клетки столбика, так что создается возможность для дальнейшего ее прорастания. Ядро трубки остается в кончике растущей пыльцевой трубки. Генеративное ядро мигрирует в пыльцевую трубку и делится с образованием двух ядер — *ядер спермиев*. Зрелый мужской гаметофит состоит из пыльцевого зерна и пыльцевой трубки, ядра трубки и двух ядер спермиев, а также некоторого количества связанной с ними цитоплазмы.

Проникнув в макрогаметофит через микропиле, кончик пыльцевой трубки лопается, и оба

генеративных ядра проникают в макрогаметофит. Одно из этих ядер перемещается к ядру яйцеклетки и сливается с ним; образующаяся в результате диплоидная *зигота* дает начало новому поколению спорофита. Другое генеративное ядро перемещается к двум полярным ядрам, после чего все три ядра сливаются и образуют *ядро эндосперма*, содержащее тройной набор хромосом. Иногда два полярных ядра сливаются в одно еще до появления генеративного ядра. Описанное явление *двойного оплодотворения*, приводящее к возникновению диплоидной зиготы и триплоидного (с тройным набором хромосом) эндосперма, специфично и характерно для цветковых растений.

После оплодотворения зигота многократно делится и формирует многоклеточный зародыш. В результате делений ядра эндосперма образуются клетки эндосперма, наполненные пита-

тельными веществами. Эти клетки, окружающие зародыш, снабжают его питанием. После оплодотворения чашелистики, лепестки, тычинки, рыльце и столбик обычно завядают и опадают. Семяпочка вместе с содержащимся в ней зародышем превращается в семя; ее стенки утолщаются и превращаются в жесткие наружные покровы семени. Семя состоит из зародыша и эндосперма с запасом питательных веществ, заключенных в прочную оболочку, которая возникла из стенки семяпочки. Благодаря семенам вид имеет возможность расселяться в новые местообитания и переживать периоды неблагоприятных внешних условий (например, зимой), губительные для взрослых растений.

Плоды. Завязь — нижняя часть пестика, содержащая семяпочки, — разрастается и превращается в *плод*. Таким образом, число семян, содержащихся в плоде, соответствует числу семяпочек. В строго ботаническом смысле слова плод — это зрелая завязь, содержащая семена — зрелые семяпочки. В обыденной жизни мы называем плодами такие ароматные, мясистые образования, как виноград, ягоды, яблоки, персики, вишни. Но бобы фасоли и гороха, зерна кукурузы, помидоры, огурцы и дыни, а также орехи, репей и крылатые плоды клена — это тоже плоды. *Настоящий плод* развивается только из завязи. Плод, возникающий из чашелистиков, лепестков или цветоложа,

называется *ложным плодом*. Плоды яблони состоят преимущественно из разросшегося мясистого цветоложа; только сердцевина яблока происходит из завязи.

Настоящие и ложные плоды могут быть трех типов: *простые плоды* (например, вишни, финики), образующиеся из цветка с одним пестиком; *сложные плоды* (ягоды малины и ежевики), развивающиеся из цветка с несколькими пестиками, и *соплодия* (ананасы), возникающие в результате срастания плодов одного соцветия. Различают также плоды *сухие*, если зрелый плод состоит из довольно твердых сухих тканей, и *сочные*, если он в зрелом состоянии мягкий и мясистый (рис. 209). Сухие плоды приспособлены преимущественно к распространению ветром или животными, к которым они прикрепляются своими колючками. Сочные плоды приспособлены к распространению животными, употребляющими их в пищу.

Лесной орех — это сухой плод, в котором стенка завязи превратилась в твердую оболочку, окружающую семя. Съедобная часть каштанов представляет собой семя, заключенное в оболочку или кожуру плода. Американский орех — это в сущности семя; в одном плоде находится около 20 таких семян. Миндаль — это вовсе не «орех», а семя, или «косточка» мясистого плода, близкого к персику.

Примерами сочных плодов, у которых вся внутренняя стенка завязи стала мясистой,

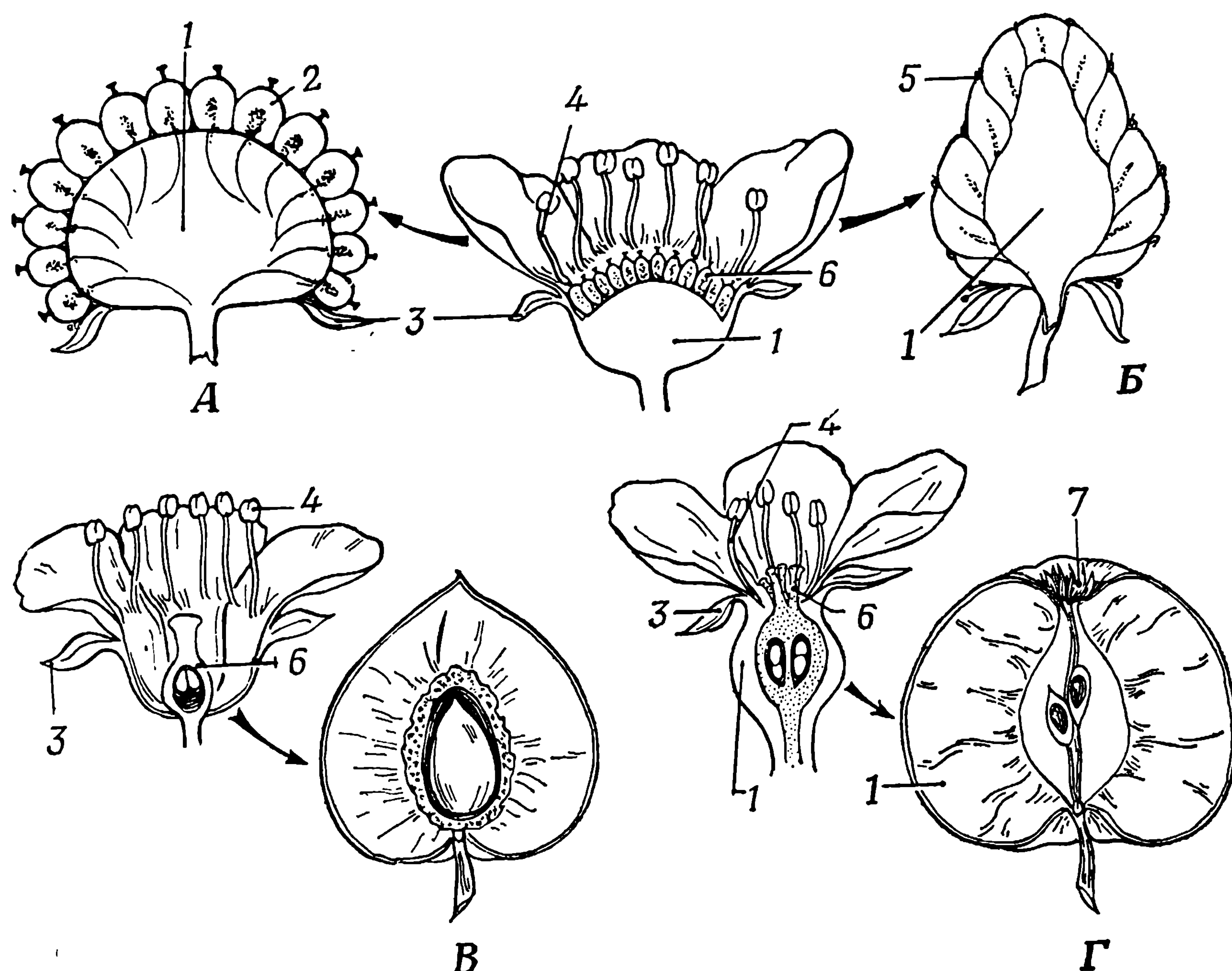


Рис. 209. Образование некоторых сочных плодов.

Ягоды малины и земляники образуются из цветков сходного типа, но пестики малины превращаются в мясистые косточковые плоды, а пестики земляники превращаются в сухие семянки — желтые, похожие на семена пятна, разбросанные на поверхности плода.

А. Малина. Б. Земляника. В. Персик. Г. Яблоко. 1 — цветоложе; 2 — слой мякоти; 3 — чашечка; 4 — пыльники; 5 — семянка; 6 — пестик; 7 — остатки чашечки.

могут служить виноград, помидоры, бананы, апельсины и дыни; такие плоды специалисты называют *ягодами*. Персики, сливы, вишни и абрикосы — это *костянки*, или *косточковые плоды*, у которых из наружной части стенки завязи формируется кожура, средняя часть становится мясистой и сочной, а внутренняя часть превращается в твердую косточку, окружающую семя. Таким образом, плоды весьма разнообразны в зависимости от числа семян, частей цветка, из которых они образовались, а также от окраски, формы, содержания воды и сахара в плодах и от их консистенции.

У некоторых растений естественным путем или в результате вмешательства человека могут возникать бессемянные плоды. Бананы, культивируемые в течение многих веков, содержат только рудиментарные семена (черные крупинки в плодах), и их размножают вегетативно. Селекционеры вывели бессемянные сорта винограда, апельсинов и огурцов. Образование бессемянных плодов у многих других растений можно вызвать, обрабатывая их гормонами роста растительного происхождения.

171. ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН И ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Лишь немногие семена, попав вскоре после опадения в благоприятные условия, тут же прорастают; большинство семян проводит зиму или засушливый период года в состоянии покоя и прорастает лишь при наступлении следующего вегетационного периода. Длительный период покоя имеют обычно лишь семена с толстой или покрытой восковым налетом оболочкой, непроницаемой для воды и кислорода. Сроки, в течение которых семена остаются живыми и обладают способностью к прорастанию, очень различны. Семена ивы и тополя либо прорастают в течение нескольких дней после опадения, либо не прорастают вовсе. Напротив, семена ослинника и двулетнего щавеля курчавого сохраняют способность к прорастанию на протяжении 70 лет. Имеются достоверные данные о прорастании семян лотоса через 200 лет после их образования. Способность семени сохранять энергию прорастания определяется толщиной его покровов, низким содержанием воды, а также преобладанием в качестве запасного вещества крахмала, а не масел. Семена, находящиеся в состоянии покоя, живые: в них происходит обмен веществ, хотя интенсивность его чрезвычайно низка.

Прорастание стимулируется теплом и влагой, и для него необходим кислород. Зародыш и эндосперм поглощают воду, набухают и раз-

рывают семенные покровы. Зародыш освобождается и получает возможность развиваться. Большинство семян не нуждается для прорастания в почвенном питании; они так же хорошо прорастают на влажной бумаге.

В результате клеточных делений, претерпеваемых зиготой после оплодотворения, формируется прежде всего клеточная нить, называемая *подвеском*. Основная часть зародыша возникает из концевой клетки этой нити, которая делится в разных плоскостях, образуя округлую массу клеток. Из этих клеток развиваются (у двудольных растений) два первых листа, или *семядоли*, и *стебелек*. Часть этого стебелька, лежащая ниже места отхождения семядолей, называется *гипокотилем* или *подсемядольным коленом*, а часть стебелька выше этого места — *эпикотилем* или *надсемядольным коленом* (рис. 210). Примерно на этом этапе развития зародыша семя переходит в состояние покоя.

После прорастания гипокотиль удлиняется и выходит из семенных покровов. Из гипокотилия вырастает *первичный корень*, обладающий положительным геотропизмом и направляющийся вертикально вниз в почву. В результате изгибания гипокотилия в семени (например, у фасоли) семядоли и эпикотиль оказываются вне семенных покровов, и эпикотиль, реагирующий отрицательно на действие силы тяжести, растет вверх, образуя стебель и листья. Пока семядоли находятся внутри семени, они используют для обмена веществ, поглощения и отложения запасов питательные вещества, получаемые из эндосперма. После прорастания у одних растений семядоли сморщиваются и опадают, а у других превращаются в плоские зеленые листья. Запасные питательные вещества семядолей используются проростком, пока, накопив достаточное количество хлорофилла, он не начнет питаться самостоятельно.

Человек использует семена в большей мере, чем любую другую часть растения. Семена служат ценнейшим сырьем для изготовления продуктов питания, напитков, тканей и масел. Углеводы человек получает почти полностью за счет семян; важнейшими исключениями являются клубни картофеля, сахарный тростник и сахарная свекла. Зерно пшеницы, ржи, кукурузы, риса, овса и ячменя — это семена различных представителей семейства злаковых; фасоль, горох и арахис — семена бобовых, богатые белками и углеводами. Напитки кофе и какао делают из семян соответствующих деревьев, различные пряности и приправы получают из размолотых семян (например, мускатный орех и перец). Хлопковое волокно

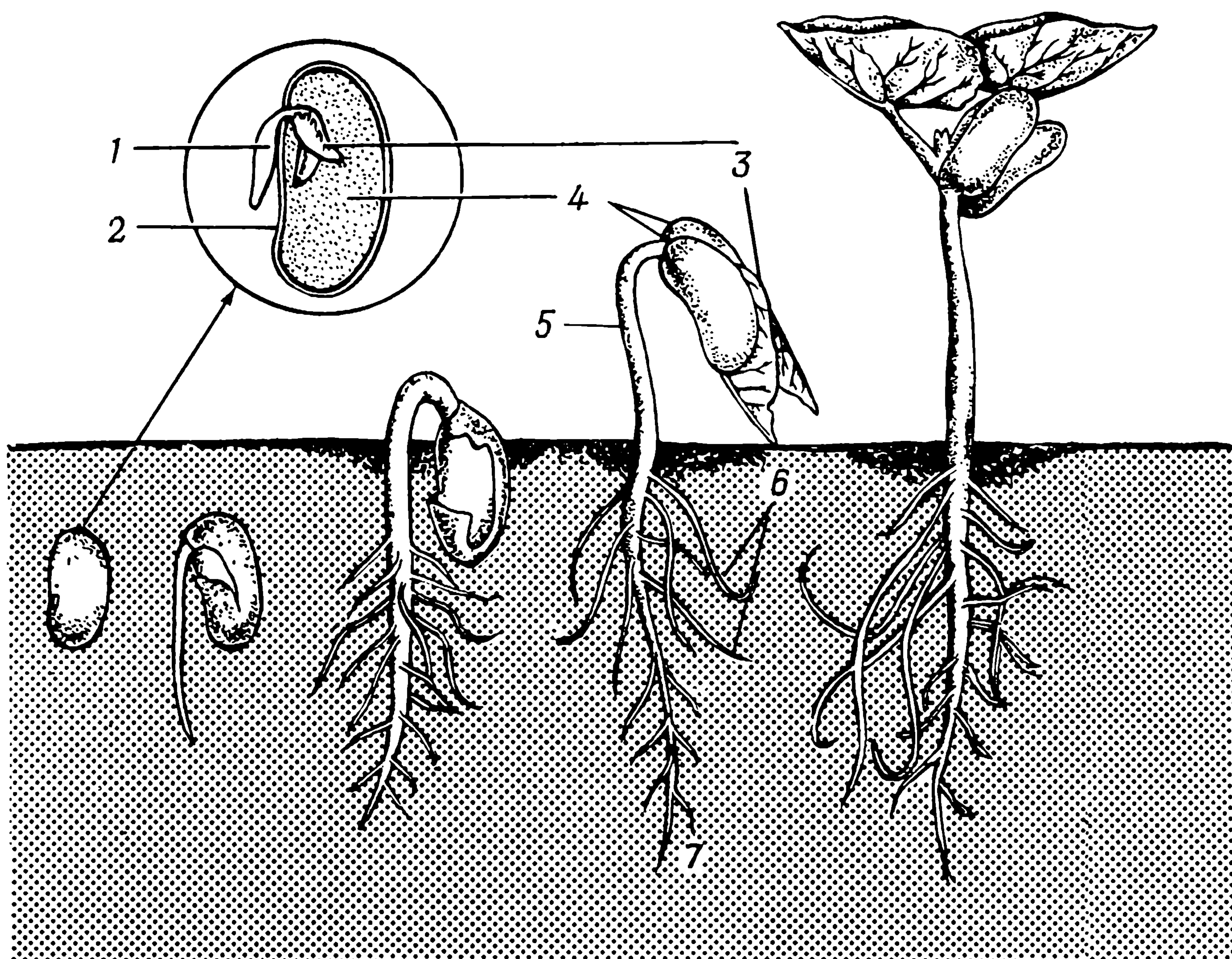


Рис. 210. Этапы прорастания и развития фасоли.

В кружке увеличенное изображение содержимого семени.

1 — гипокотиль; 2 — семенные покровы; 3 — настоящие листья; 4 — семядоля; 5 — стебель; 6 — боковые корни; 7 — главный корень.

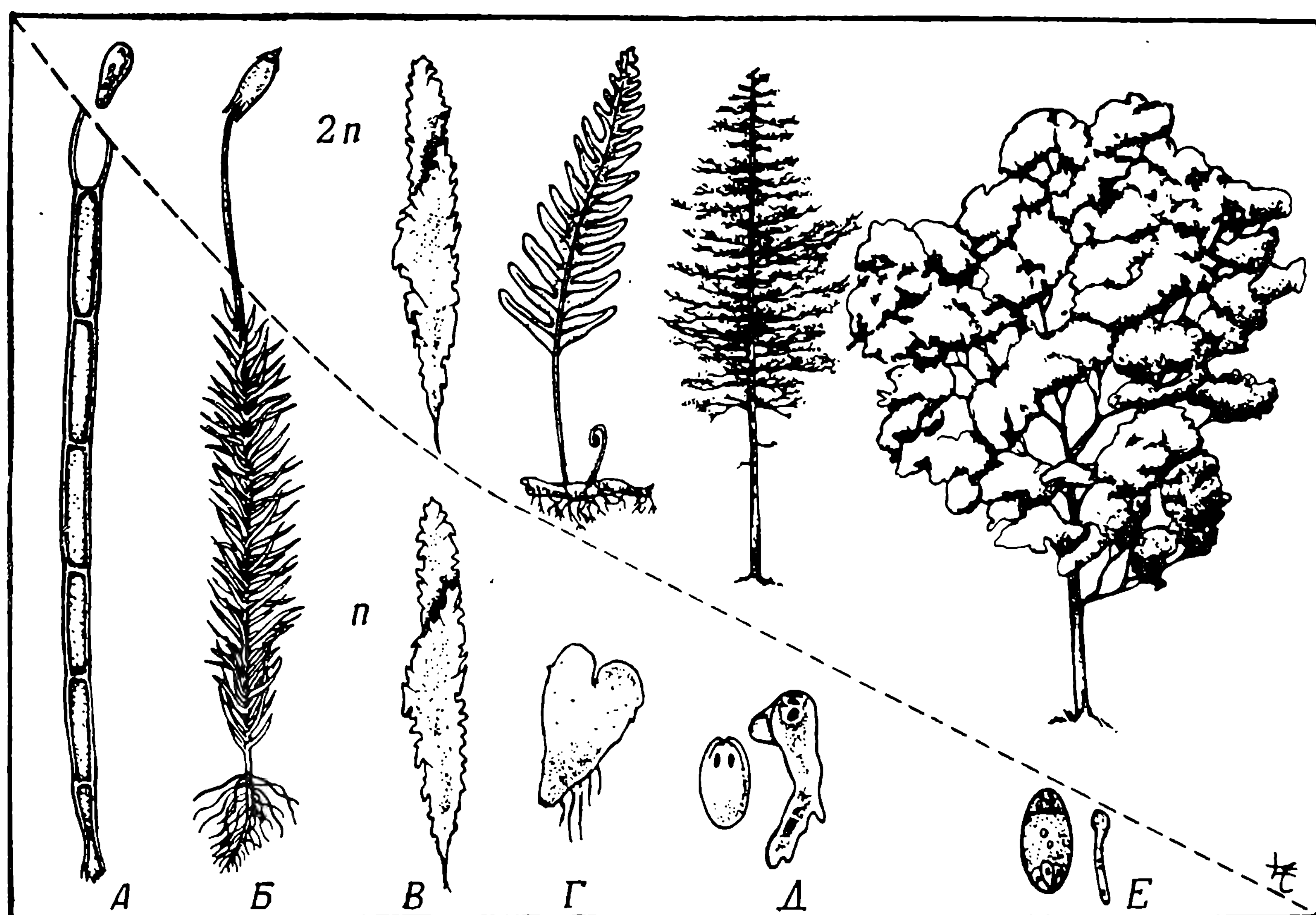


Рис. 211. Схематическое изображение изменений растений в процессе эволюции в направлении увеличения размеров и значения бесполого поколения ($2n$) и редукции размеров полового поколения (n).

А. Водоросли (*Oedogonium*). Б. Мхи. В. Водоросли (*Ulva*). Г. Папоротники. Д. Голосеменные. Е. Покрытосеменные.

вырабатывают из эпидермальных волосков семенных покровов хлопчатника. Добываемые из семян масла используются как в промышленности, так и в качестве пищевого продукта. Льняное и тунговое масла применяют в лакокрасочной промышленности. Масла из семян арахиса, хлопчатника и сои перерабатывают в постное масло и маргарин.

172. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ЦАРСТВА

Беглый обзор циклов развития растений разных типов — от водорослей до покрытосеменных — позволяет выделить ряд направлений эволюционного развития. Одно из них состоит в переходе от популяции преимущественно гаплоидных особей к почти целиком диплоидной популяции (рис. 211). У некоторых водорослей, например у *Ulothrix*, в каждом цикле развития имеется только одна диплоидная клетка — зигота, а остальные клетки гаплоидны.

У мхов гаплоидное поколение все еще более заметно и живет дольше, чем диплоидное; однако диплоидное поколение их представляет собой сложное многоклеточное растение. У папоротников соотношение двух фаз развития оказывается прямо противоположным — диплоидное поколение представлено крупными растениями, тогда как гаплоидный гаметофит, все еще представленный самостоятельным растением, имеет меньшие размеры и очень неказист. У голосеменных и покрытосеменных редукция гаплоидной фазы зашла так далеко, что у покрытосеменных мужской гаметофит состоит всего из трех клеток, а женский — из восьми. Результатом перехода к диплоидности была редукция гаметофита.

Эволюция в направлении неподвижных взрослых растений, прикрепленных к определенному месту корнями, облегчила решение ряда таких физиологических проблем, как снабжение водой и солями. Но при этом осложнился процесс размножения — возникла проблема соединения гамет двух типов. У водных растений, так же как у водных прикрепленных животных, эта проблема решается наличием подвижных сперматозоидов, которые подплывают к яйцеклетке. Подобная система сохранилась у некоторых ранних наземных растений, тогда как у семенных растений появились пыльца и пыльцевая трубка. Пыльца некото-

рых растений настолько легка, что ветер поднимает ее вверх до высоты в несколько тысяч метров и разносит на многие километры. Пыльцу других растений переносят насекомые и другие животные. Многие виды являются *однодомными*, т. е. обоеполыми, что делает возможным самоопыление. Однако при самоопылении в течение нескольких поколений подряд утрачиваются преимущества, даваемые половым размножением, — возможность рекомбинации генов. Самоопыление гарантирует оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом того же растения в случае отсутствия других сперматозоидов.

С переходом к неподвижному образу жизни у растений возникла необходимость в таком способе распространения, при помощи которого данный вид мог бы расселяться и расширять свой ареал. У водорослей развились подвижные переносимые водой споры, у грибов и папоротников — споры, разносимые ветром, а у семенных растений — семена, которые разносятся ветром или животными. При поедании животными плодов некоторых растений их семена не перевариваются, а проходят через пищеварительный тракт животного, выделяются с фекалиями и впоследствии прорастают.

Для объяснения этого направления эволюции предложены различные гипотезы. До тех пор пока существовало независимое поколение гаметофита, для переноса сперматозоида к яйцеклетке была необходима водная пленка, по которой он мог бы плыть. Эволюция цикла развития, которая привела к редукции гаметофита до небольшой группы клеток, находящейся внутри спорофита, и к переносу сперматозоида к яйцеклетке по пыльцевой трубке, сделала возможным размножение в отсутствие влаги. Эволюционные преимущества этих изменений очевидны. Они дают и другое менее очевидное преимущество: диплоидная особь может существовать, несмотря на наличие вредных рецессивных генов, к влиянию которых гаплоидная особь значительно более чувствительна. Согласно третьему объяснению, с переходом к наземной жизни большое значение для растения приобрели проводящие и механические ткани, а поскольку эти ткани имелись только у спорофитов, эволюционный процесс на суше благоприятствовал растениям с более продолжительной спорофитной и более короткой гаметофитной фазами.

ГЛАВА XIV

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Число известных нам видов животных значительно превышает миллион. Мы сможем рассмотреть лишь небольшую долю из всего этого многообразия, выбрав те формы, которые либо особенно интересны с эволюционной или экологической точки зрения, либо хорошо иллюстрируют те или иные общие биологические принципы.

Всем организмам, для того чтобы выжить, приходилось решать одни и те же основные биологические проблемы. Отсюда следует, что жизнь в своей основе едина, поэтому открытие, касающееся какой-то одной формы, приложимо ко многим другим, а иногда и ко всем живым организмам. Сходство крысы, кролика или морской свинки с человеком достаточно очевидно, и естественно, что экспериментальное изучение пищеварительной, сердечно-сосудистой и выделительной систем этих животных способствует пониманию работы аналогичных систем у человека. Труднее представить себе, что наши знания о функции нервов в значительной мере основаны на результатах опытов с нервными волокнами дождевого червя или кальмара, что эксперименты на сердце мечехвоста позволяют получить сведения о человеческом сердце, что наблюдения, сделанные на почке рыбы *Opsanus*, полезны для понимания функции выделительной системы человека.

Устанавливая родственные отношения животных на основании черт морфологического сходства, биологи не должны смешивать гомологичные образования с аналогичными. *Гомологичными* называются те структуры, которые у разных животных возникают из одних и тех же эмбриональных зачатков и сходны между собой по основному плану строения и развития; из этого следует, что они имеют общую генетическую основу и отражают эволюционное родство. Напротив, *аналогичные* органы обладают только внешним сходством и выполняют одинаковые функции, но план их строения и пути развития совершенно различны. Наличие аналогичных структур не говорит об эволюционном родстве обладающих ими животных. Рука человека, крыло птицы и грудной (передний) плавник кита — все это гомологичные органы:

они сходны по входящим в их состав костям, мышцам, нервам и кровеносным сосудам, по общему плану строения и по развитию в эмбриогенезе, хотя и выполняют весьма различные функции (рис. 212). Напротив, крыло птицы и крыло бабочки только аналогичны: оба органа служат для полета, но пути их развития не имеют между собой ничего общего. По мере изучения молекулярной структуры клеточных белков становилось ясно, что и на этом уровне применимы понятия гомологии и аналогии. Гемоглобины различных животных, цитохромы с различных позвоночных, лактатдегидрогеназы птиц и млекопитающих можно назвать гомологичными белками. Например, гемоглобины разных животных очень сходны по последовательности аминокислот, что опять-таки отражает общность их генетической основы и эволюционное родство этих животных. Напротив, гемоглобин и гемоцианин можно назвать аналогичными пигментами, так как, хотя они и выполняют одинаковую функцию (переносят кислород), их молекулярная структура совершенно различна.

Различия между близкими видами — такими, как, скажем, пантера и леопард, — касаются обычно второстепенных, поверхностных признаков, например окраски, пропорций тела и т. п. Главные же подразделения животного царства — типы — различаются по фундаментальным особенностям, которые обычно свойственны не какому-то одному типу, а имеются у нескольких типов, но в разных, специфических для каждого типа сочетаниях. Например, отсутствие клеточной дифференцировки отличает всех одноклеточных животных (Protozoa) от многоклеточных (Metazoa), у которых тело построено из многих видов клеток, приспособленных для выполнения различных специфических задач.

Типы животных различаются общим планом строения тела, который может характеризоваться сферической, радиальной или двусторонней симметрией. У некоторых многоклеточных животных имеется только два слоя эмбриональных клеток, или *зародышевых листка*, — наружная *эктодерма* и внутренняя *энтодерма*, выстилающая пищеварительный тракт, а у дру-

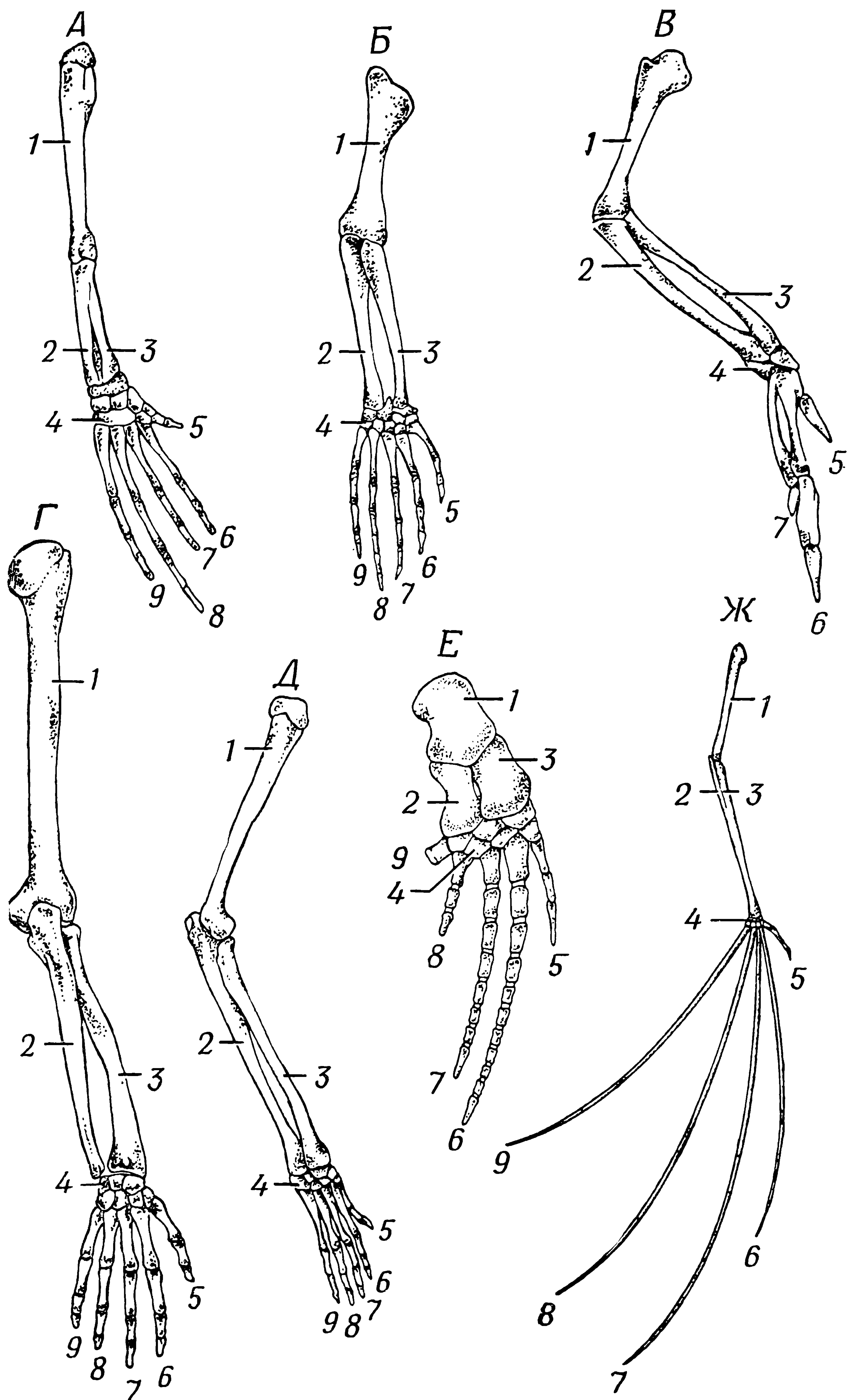


Рис. 212. Сравнение скелета передних конечностей различных позвоночных. Обратите внимание на расположение гомологичных костей в этих внешне различных образованиях.
А. Лягушка. Б. Ящерица. В. Птица. Г. Человек. Д. Кошка. Е. Кит. Ж. Летучая мышь.
1 — плечевая кость; 2 — локтевая кость; 3 — лучевая кость; 4 — кости запястья; 5—9 — фаланги пальцев.

гих есть еще и третий слой — *мезодерма*, которая лежит между эктодермой и энтодермой. У относительно просто организованных Metazoa тело по существу представляет собой мешок с двойными стенками, окружающий «гастрова-скулярную» полость, которая открывается наружу только одним отверстием — ртом. У более сложных форм имеются две внутренние полости и тело построено как бы из двух трубок, вложенных одна в другую. Внутренняя трубка — пищеварительный тракт — выстлана энтодермой и открывается на обоих концах соответственно ротовым и анальным отверстиями. Наружная трубка, или стенка тела, покрыта эктодермой. Между обеими трубками находится вторая полость, которую называют *целомом*, если она лежит внутри мезодермы, или *псевдоцеломом*, если она расположена между мезодермой и энтодермой. Для представителей ряда типов характерно разделение тела на *сегменты* (членики), построенные по единому основному плану, иногда с некоторыми видоизменениями. У большинства позвоночных уже трудно распознать первоначальный сегментарный характер строения тела; у человека ясную сегментацию сохранили лишь немногие анатомические структуры, в том числе позвоночник.

Некоторые образования свойственны представителям только одного типа и помогают отличать их от всех других животных. Например, одни лишь кишечнополостные обладают *стрекательными капсулами* (нематоцистами), а своеобразной *амбулакральной системы* нет ни у кого, кроме иглокожих; только у хордовых имеется полая нервная трубка, расположенная на спинной стороне тела. В конце книги в приложении перечислен 21 тип животных; некоторые систематики выделяют большее число типов, другие — меньшее. Большая часть животных, как современных, так и вымерших, относится примерно к десятку главных типов.

173. ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa)

Одноклеточные животные, составляющие тип Protozoa, имеют сложную функциональную организацию, хотя некоторые из них кажутся построенными сравнительно просто. Обычно у одноклеточных имеется одно ядро, но встречаются также многоядерные формы; чаще единственная клетка простейшего ведет независимое существование, но иногда клетки бывают объединены в колонию. Колониальное простейшее всегда можно отличить от многоклеточного животного, так как в колонии все клетки совершенно одинаковы, среди них нет клеток, специализированных для питания. В популяции

простейших большинство особей возникает в результате простого деления клетки родительской особи, хотя встречается и половое размножение, связанное со скрещиванием двух индивидумов. Простейшие чаще всего живут в воде — во всевозможных пресных и соленых водоемах, начиная от луж, оставшихся после дождя, и кончая океаном. Некоторые обитают во влажной земле, в пленке воды, окружающей каждую частицу почвы; другие паразитируют в жидкостях тела животных или в соках растений. Некоторые виды простейших способны переходить в неактивное состояние, образуя споры или цисты, которые, высыхая, переносятся вместе с пылью и частицами почвы из одного местообитания в другое.

Тип простейших, содержащий около 25 000 видов, делят на пять классов, представители которых различаются между собой по способу передвижения и по некоторым другим особенностям. *Жгутиковые* (Flagellata) имеют один или большее число длинных бичевидных жгутиков; *саркодовые* (Sarcodina) передвигаются с помощью псевдоподий; у *ресничных инфузорий* (Ciliata) тело покрыто множеством коротких волосовидных ресничек, которые своим координированным биением приводят клетку в движение; молодые особи *сосущих инфузорий* (Suctoria) также обладают ресничками, взрослые же имеют особые щупальца; *споровики* (Sporozoa) — паразиты, неспособные к активному передвижению и размножающиеся путем множественного деления.

Для многоклеточных животных (Metazoa) характерно то или иное «разделение труда» между клетками; определенные клетки специализируются для выполнения функций пищеварения, выделения, движения и т. д. У простейших эти разнообразные функции выполняют специализированные образования, называемые *органеллами*. Примером локомоторных органелл могут служить реснички и жгутики. Реснички бьют в косом направлении, так что тело животного, продвигаясь вперед, одновременно вращается вокруг своей продольной оси. Движения ресничек настолько хорошо координированы, что животное может даже плыть назад и поворачиваться. Это обеспечивается системой *нейрофибрилл* — тонких нитей, соединяющих ряды базальных телец, которые лежат у основания ресничек; если эти нити перерезать, координация нарушается. У ресничных инфузорий близ поверхности клетки находится множество небольших органелл, называемых *трихоцистами*, которые могут выбрасывать нити, видимо, помогающие захватывать добычу и удерживать ее.

Жгутиковые быстро передвигаются, «подтягиваясь» вперед в результате биений одного или нескольких жгутиков, находящихся на переднем конце тела. Каждый жгутик представляет собой длинную, тонкую нить, содержащую осевое волокно, которое, как показывает электронно-микроскопическое исследование, состоит из 11 еще более тонких волоконцев; 9 из них расположены на периферии в виде трубки, окружающей два центральных волокна, которые придают жгутику двустороннюю симметрию и определяют плоскость, в которой совершаются его биения. По химическому составу эти 11 волоконцев сходны с нитями актомиозина. Некоторые простейшие могут «ползти» по плоской поверхности с помощью червеобразных движений, создаваемых слоем сократимых волокон, лежащих под клеточной оболочкой; эти волокна образуют органеллу, сравнимую по своей функции с мышечной стенкой тела червя.

Хотя простейшие не имеют нервной системы, у них, однако, есть органеллы, способные проводить возбуждение; таковы, например, базальные тельца и система нейрофибрилл, о которых мы уже упоминали. Базальные тельца стимулируют и регулируют движения жгутика или реснички; эти тельца могут быть соединены нитями с центриолью и, по-видимому, образуются в результате деления и дифференцировки центриолей. У многих жгутиковых имеются светочувствительные органеллы, которые связаны с образованиями, проводящими возбуждение, и с локомоторными органеллами. Светочувствительное *глазное пятно* эвглени состоит из скопления красного пигмента и крошечного фоторецептора, расположенного у основания жгутика. По затенению фоторецептора пигментным пятном животное может определять, с какой стороны падает свет. У некоторых других видов фоторецептор лежит в пигментной чаше, открытая сторона которой обращена вперед. У нескольких видов покрывающая клетку кутикула образует над пигментной чашей утолщение наподобие линзы.

У многих простейших имеется характерная органелла, называемая *сократительной вакуолью*. Полость ее периодически наполняется водой из окружающей цитоплазмы, а затем эта вода выводится из клетки наружу. Это не выделительный орган, а своего рода «насос», который удаляет избыточную воду, непрерывно поступающую в клетку путем осмоса. В цитоплазме пресноводного простейшего концентрация растворенных веществ (солей, сахаров, органических кислот) выше, чем в окружающей воде, поэтому наружная вода стремится переходить в цитоплазму. Без специального уст-

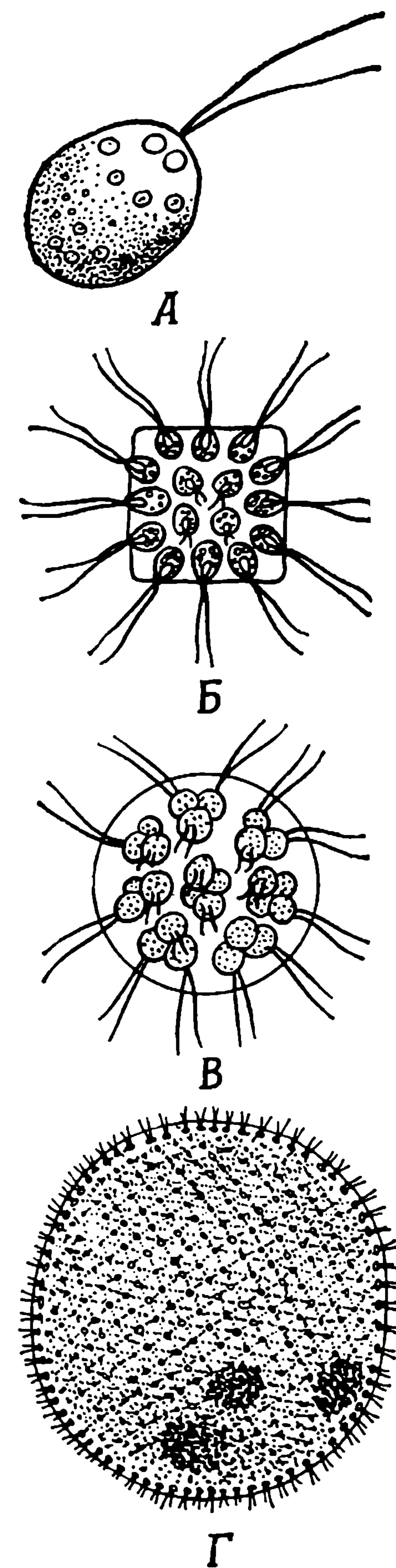


Рис. 213. Четыре типичных представителя жгутиковых.

A. *Chlamydomonas*. B. *Gonium*. B. *Eudorina*. Г. *Volvox*.

ройства для «откачивания» излишней воды клетка амебы или другого простейшего набухла бы и лопнула — совершенно так же, как это происходит с эритроцитами человека, помещенными в дистиллированную воду. Большинство морских простейших не имеет сократительной вакуоли, так как концентрация солей в морской воде примерно такая же, как и в цитоплазме.

Жгутиковые (Flagellata). Это самый обширный класс простейших, к которому относится больше половины современных видов Protozoa. У жгутиковых тело шаровидное или удлиненное, с центрально расположенным ядром; на переднем конце тела имеется один или большее число (иногда много) тонких бичевидных жгутиков, с помощью которых животное передвигается (рис. 213). Некоторые жгутиковые захватывают пищу, выпуская псевдоподии, а другие, подобно ресничным инфузориям, имеют в опре-

деленном месте «рот» и «глотку». Большинство жгутиковых — очень мелкие организмы, и их трудно изучать, однако некоторые формы, например представители рода *Euglena*, достаточно крупны и в то же время обладают типичной для данного класса организацией (см. также разд. 146). Эвглены содержат хлорофилл, находящийся в хлоропластах, и синтезируют значительную часть нужных им питательных веществ, но ни одна из них не является полным автотрофом. Здоровые культуры эвглен можно поддерживать только при добавлении к среде аминокислот. Тело эвглены покрыто нежной оболочкой — *пелликулой*, имеющей спиральные утолщения. Под пелликулой лежит слой сократимых нитей, что позволяет организму изменять свою форму. В цитоплазме разбросаны зеленые хлоропласты и прозрачные амилопласты, которые содержат резервные полисахариды. Единственный жгутик, основание которого находится в глубине глотки, образован путем слияния двух жгутиков.

Эвглену, передвигающуюся с помощью одного жгутика, можно сравнить с человеком, который пытался бы плыть, действуя одной рукой. Жгутик при каждом своем ударе сгибается в сторону глазного пятна, но движется при этом не прямо назад, а косо по отношению к длинной оси тела. Поэтому тело не только отклоняется в сторону, но и слегка поворачивается вокруг своей длинной оси. Таким образом, последо-

вательные удары жгутика заставляют эвглену продвигаться вперед по спирали, причем глазное пятно обращено кнаружи.

Наибольшее число жгутиков и наиболее специализированное строение имеют жгутиковые, обитающие в кишечнике термитов. Некоторые представители этого класса обладают признаками, свойственными другим классам простейших или даже губкам; эти формы указывают на некоторые промежуточные этапы тех путей, по которым, возможно, шло развитие других простейших и губок от жгутиковых.

Представители жгутиковых, более сходные с растениями, например колониальное жгутиковое *Volvox*, были описаны в гл. XII (разд. 144). Клетки, образующие колонию *Volvox*, соединены между собой цитоплазматическими мостиками, через которые может осуществляться синхронизация активности различных клеток.

Виды, более близкие к настоящим животным, мелкие и не так широко распространены. Особый интерес представляет группа *Choanoflagellata*, представители которой сходны с воротничковыми клетками губок. Это сидячие формы, прикрепленные стебельком к субстрату, а их единственный жгутик окружен у основания тонким «воротничком» из цитоплазмы. Среди жгутиковых есть и паразиты, вызывающие заболевания человека; таковы, например, трипаномы, вызывающие сонную болезнь и пе-

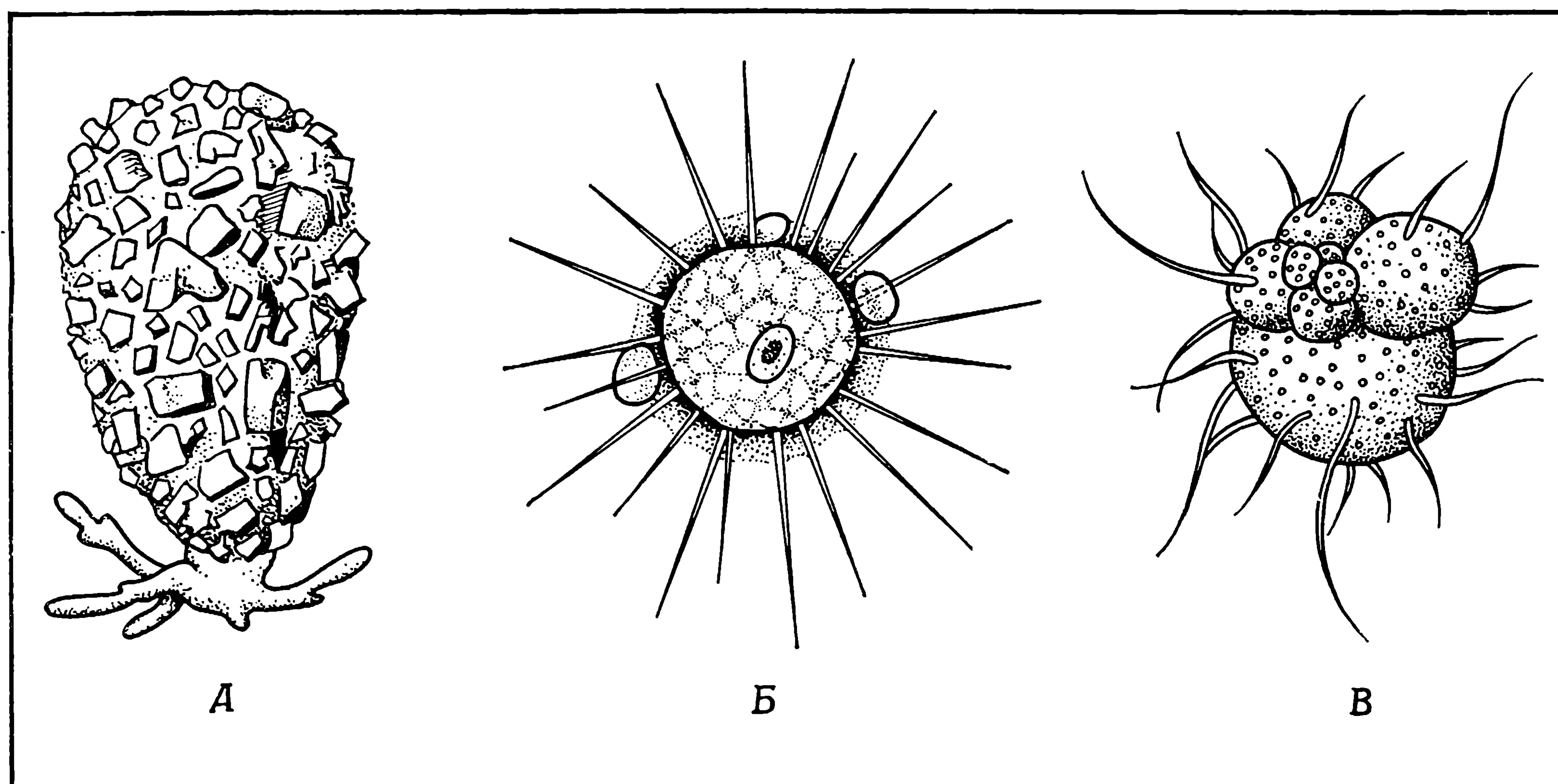


Рис. 214. Представители класса *Sarcodina*.

А. *Diffugia* — свободноживущая раковинная амеба, цементирующая песчинки вокруг своей цитоплазмы для образования защитного слоя. Б. *Actinophrys* — представитель отряда *Heliozoa* (солнечники), живущий в пресной воде. В. *Globigerina* — морская форма из отряда фораминифер.

редаваемые от человека к человеку мухой це-це. Жгутиковых обычно рассматривают как исходную группу, от которой в процессе эволюции произошли не только другие группы простейших, но также высшие растения и животные.

Саркодовые (Sarcodina). У представителей класса саркодовых в отличие от других простейших тело не имеет определенной формы (рис. 214). Их единственная клетка представляет собой аморфный кусочек протоплазмы, изменяющий форму при своем движении; при этом ядро, сократительная вакуоль и пищеварительные вакуоли также перемещаются.

Амеба (рис. 215) передвигается, выпуская *псевдоподии* (ложноножки) — временные цитоплазматические отростки. Цитоплазма постепенно перетекает в псевдоподии, которые в результате увеличиваются, и это продолжается до тех пор, пока в них не перейдет вся цитоплазма и животное как целое не переместится. При образовании псевдоподий наружный слой цитоплазмы на мгновение превращается в жидкий золь, а затем с боковых сторон формирующегося отростка снова переходит в состояние полутвердого геля. Когда жидкая цитоплазма доходит до кончика псевдоподии, она оттесняется к поверхности клетки и превращается в гель, образуя часть клеточной «стенки». Тем временем на другом конце тела стенки из геля переходят в состояние золя, который выталкивается оттуда. Амебоидное движение по своей молекулярной основе и по химическим реакциям, обеспечивающим его энергией, вероятно, сходно с мышечным сокращением. Лейкоциты человека также передвигаются путем амебоидного движения.

Амеба использует псевдоподии и для захватывания пищи: она выпускает одну или две псевдоподии, которые окружают частицу детрита, другое простейшее или очень мелкое многоклеточное животное, и втягивают его внутрь (рис. 216). Поглощенный объект оказывается в *пищеварительной вакуоли*, а окружающая цитоплазма выделяет кислоты и ферменты, с помощью которых начинается переваривание пищи. Переваренный материал всасывается из пищеварительной вакуоли, и последняя постепенно уменьшается. Непереваренные остатки выталкиваются из клетки наружу, и амеба, перемещаясь, оставляет их позади себя.

В классе саркодовых есть и паразитические формы, например вид, вызывающий амебную дизентерию у человека. Некоторые свободноживущие виды выделяют твердые раковинки или цементируют песчинки, образуя из них защитный слой вокруг своей голой протоплазмы. В океане находится бесчисленное множество

амебоидных простейших, называемых *фораминиферами*; эти организмы одеты многокамерными известковыми раковинами с порами, через которые они вытягивают свои псевдоподии. Мертвые фораминиферы оседают на дно океана, образуя серый ил, постепенно превращающийся

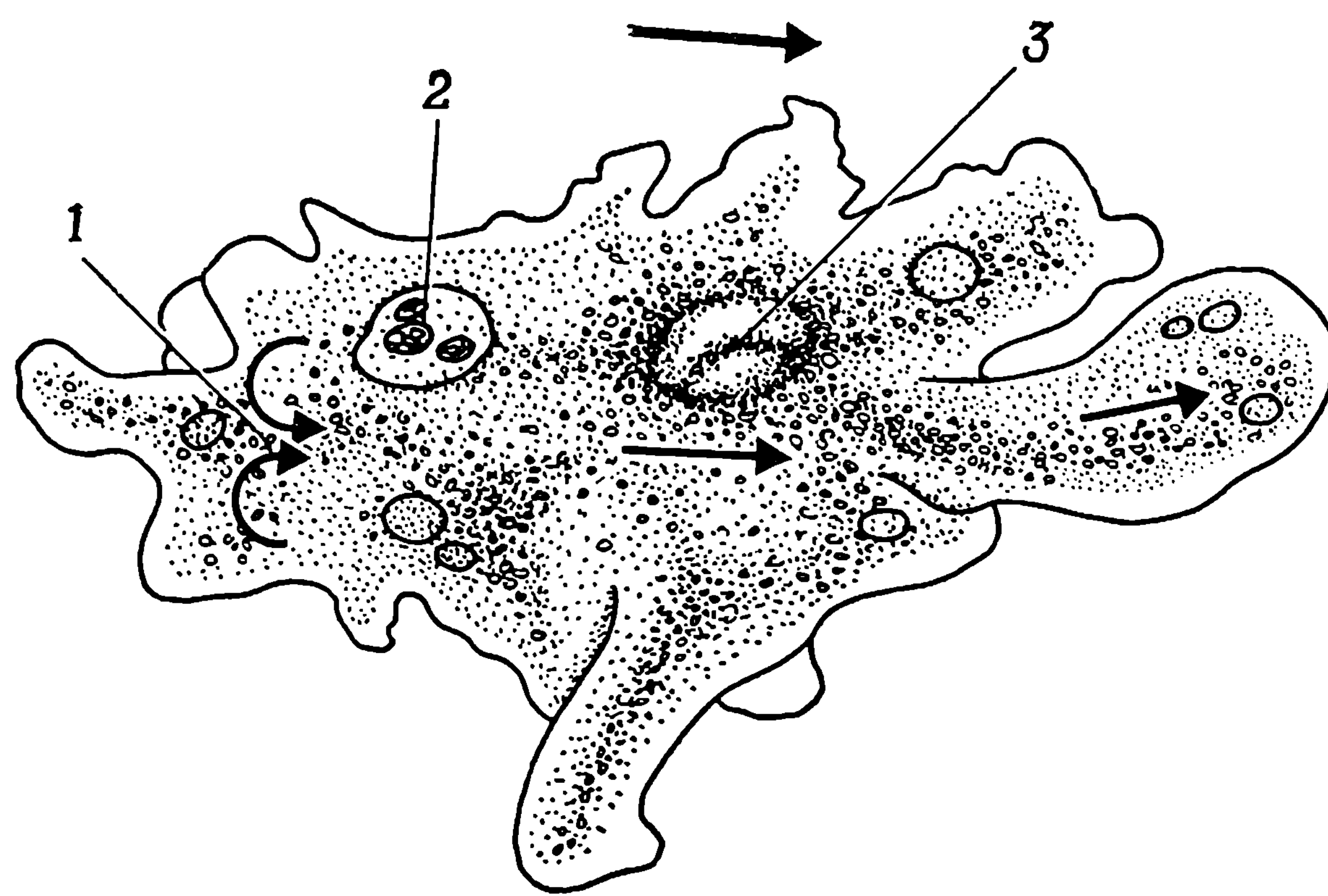


Рис. 215. Строение *Amoeba proteus*.

1 — движение протоплазмы в клетке; 2 — пищеварительная вакуоль; 3 — ядро.

в мел. Представители еще одной группы саркодовых, радиолярии, обладают сложными и красивыми скелетами, состоящими из кремнезема. Ил, образуемый на дне океана в результате оседания этих скелетов, постепенно уплотняясь, превращается в конце концов в кремнистые породы.

В конце палеозойской эры процветали фораминиферы, образующие семейство Fusulinidae. За сравнительно короткое время (75 млн. лет) возникло и вымерло множество видов фузулинид. Некоторые из них достигали 2 см в поперечнике и обитали на дне мелководных участков моря. Ископаемые остатки этих простейших находят теперь в отложениях, содержащих нефть. При бурении нефтяной скважины в осадочной породе бур быстро проходит через ряд последовательных слоев, содержащих различные виды фузулинид, и, определяя эти виды, можно судить о том, насколько глубоко проникла скважина в палеозойские отложения.

Ресничные инфузории (Ciliata). Типичные представители этого класса, например парамеция (рис. 217), имеют вполне определенную и постоянную форму тела благодаря плотной, хотя и гибкой, оболочке из хитина. На поверхности клетки у инфузорий имеются несколько тысяч тонких цитоплазматических волосков, называемых ресничками, которые выходят через поры в наружном покрове и приводят клетку в движение. Настоящие инфузории (Ciliata) и сосущие инфузории (Suctoria) отличаются от

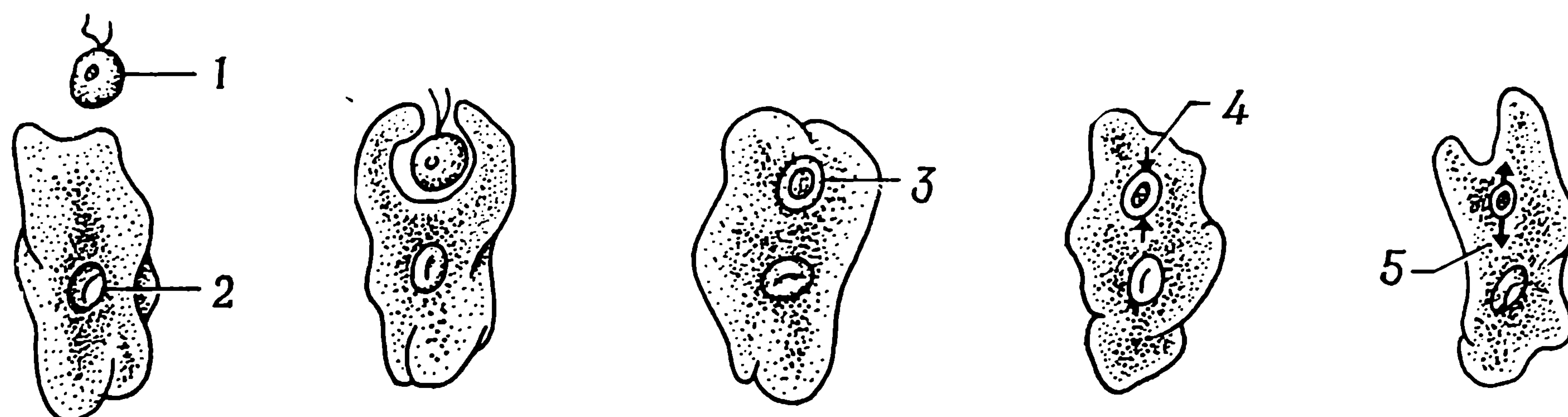


Рис. 216. Схематическое изображение амебы, заглатывающей и переваривающей небольшое жгутиковое.

1 — жгутиковое; 2 — ядро; 3 — пищеварительная вакуоль; 4 — ферменты; 5 — переваренная пища.

остальных простейших наличием в каждой клетке двух ядер: *микронуклеуса*, участвующего в половом размножении, и *макронуклеуса*, управляющего обменом веществ и ростом клетки. При каждом делении клетки делятся оба ядра, но при половом процессе макронуклеус распадается, а микронуклеус дает начало обоим

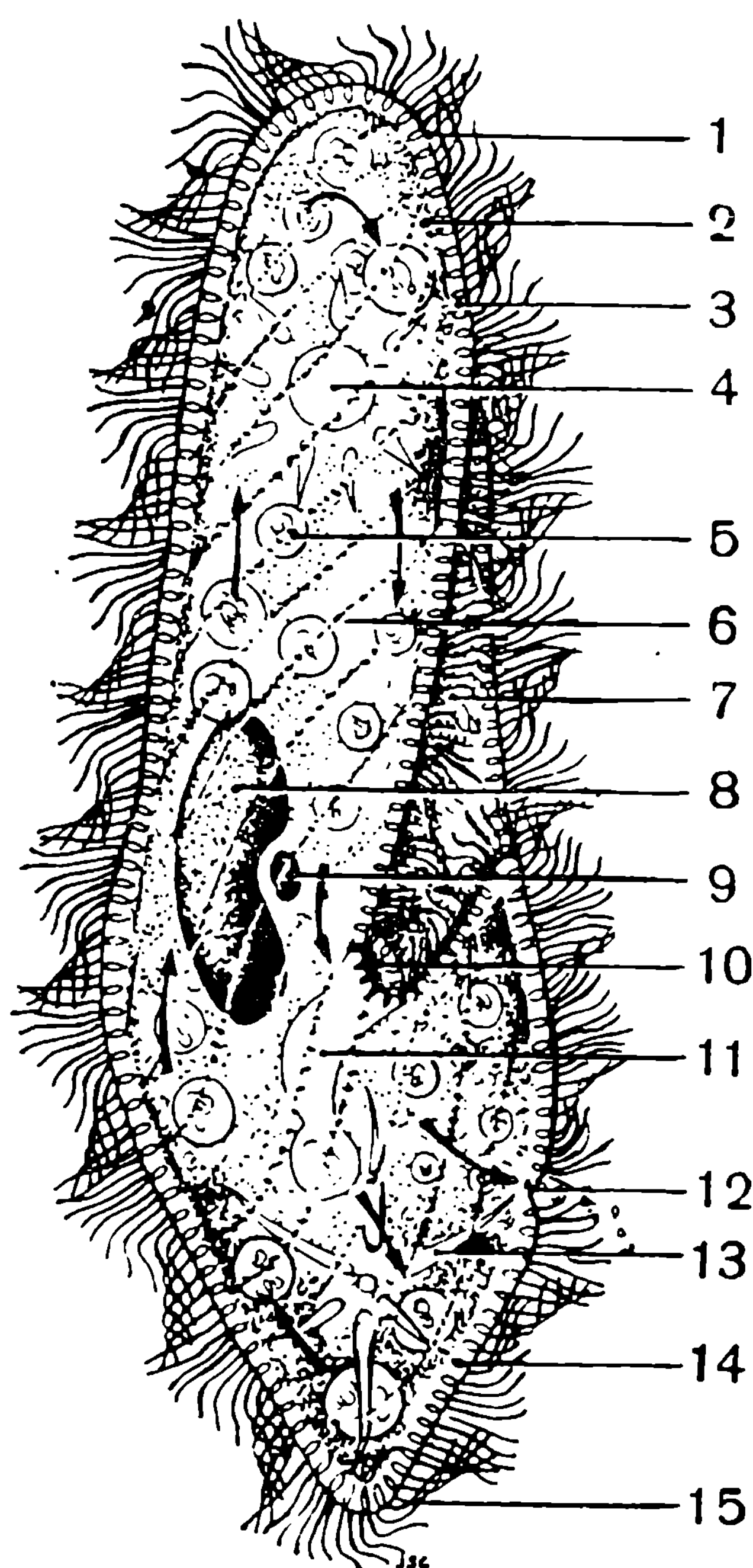


Рис. 217. Строение типичной ресничной инфузории — пресноводной туфельки (*Paramecium caudatum*).

1 — пелликула; 2 — эндоплазма; 3 — эктоплазма; 4 — сократительная вакуоль; 5 — пищеварительная вакуоль; 6 — сократимые волокна; 7 — ротовой желобок; 8 — макронуклеус; 9 — микронуклеус; 10 — рот; 11 — цитофаринкс (глотка); 12 — анальная пора; 13 — канал сократительной вакуоли; 14 — трихоцист; 15 — реснички.

ядрам дочерней клетки. Макронуклеус, видимо, представляет собой комплексное образование, образующееся в результате объединения нескольких наборов хромосом. При бесполом размножении оно просто распадается на две части без каких-либо признаков митотического деления.

У парамеции имеются две сократительные вакуоли, которые совместно могут за полчаса вывести наружу количество воды, равное по объему всему телу инфузории. Организм же человека выделяет количество воды, соответствующее его объему, примерно за 3 недели. При хорошем питании парамеции размножаются делением 2—3 раза в сутки и поэтому служат идеальным объектом для изучения закономерностей роста популяции. У парамеций и других инфузорий может быть не два пола, а больше (до восьми). Все эти *половые типы* внешне выглядят одинаково, однако особь одного полового типа может спариваться только с особью какого-либо другого типа. Жгутиковые растительного типа — фитомонады — гаплоидны, инфузории же, подобно всем животным, представляют собой диплоидные организмы. Половой процесс состоит в том, что две особи разного полового типа конъюгируют, т. е. прикладываются друг к другу теми поверхностями тела, на которых находится рот; макронуклеусы при этом распадаются, а микронуклеусы претерпевают мейотическое деление, так что в каждой из клеток образуется по четыре дочерних ядра. Три из них дегенерируют, подобно тому как это происходит с полярными тельцами при овогенезе, и остается только одно жизнеспособное гаплоидное ядро. Оно митотически делится на два, и одно из этих двух идентичных гаплоидных ядер остается в клетке, а другое переходит (через область рта) в другую особь и сливается с ее гаплоидным ядром. Таким образом, при конъюгации происходит как бы взаимное оплодотворение, и оба новых диплоидных ядра совершенно идентичны.

Интересной особенностью некоторых инфузорий является наличие признаков, передающихся потомству цитоплазмой, а не через хромосомы ядра, как это бывает обычно. Определенные штаммы парамеций образуют и выделяют в окружающую среду особые частицы, которые при контакте с другими, «чувствительными» особями вызывают гибель последних. Все особи, неспособные продуцировать эти частицы, чувствительны к ним, а те, которые

сами их выделяют (так называемые «убийцы»), напротив, устойчивы к их действию. Эти частицы образуются в цитоплазме из *каппа-частиц* — особых гранул, которые имеются у «убийц», но отсутствуют у чувствительных особей. «Убийца» может содержать в своей цитоплазме около 800 каппа-частиц и в среднем выделяет по одной частице через каждые 5 ч. Каппа-частицы состоят из нуклеопротейда и размножаются в цитоплазме независимо от деления клетки; при каждом клеточном делении они случайным образом распределяются между двумя дочерними парамециями. До тех пор пока дочерняя особь получает хотя бы одну каппа-частицу, она остается «убийцей». При определенных условиях парамеции делятся быстрее, чем каппа-частицы, и тогда число этих частиц в клетке постепенно уменьшается. В конце концов некоторым клеткам совсем не достанется каппа-частиц, и поэтому они становятся «чувствительными». «Чувствительные» особи, лишенные каппа-частиц, иногда еще до встречи с такой частицей успевают конъюгировать с особью-«убийцей» и при этом могут снова получить от нее каппа-частицы; тогда они выживают, делятся и сами приобретают способность превращать «чувствительных» особей в «убийц». Признак «убийцы» будет снова передаваться потомству до тех пор, пока размножение каппа-частиц будет идти в ногу с размножением парамеций. Некоторые штаммы неспособны приобретать этот признак, так как у них нет определенного необходимого для этого ядерного гена; таким образом, этот тип цитоплазматической наследственности в конечном счете определяется генами, находящимися в ядре.

Общебиологический интерес представляют также инфузории рода *Tetrahymena*, которые можно выращивать на синтетической среде, т. е. на такой среде, все химические компоненты которой, а также соотношение этих компонентов известны. Варьируя состав среды и используя в качестве меток радиоактивные или тяжелые изотопы, биологи могут выяснять, какие вещества необходимы для роста и жизнедеятельности данного организма, в какие продукты они превращаются и в каких количествах, какова природа ферментов, катализирующих эти превращения, и какова зависимость всех этих процессов от генетических факторов. Так как пути обмена веществ у всех организмов в основе своей имеют много общего, эксперименты на *Tetrahymena*, позволяющие легко и быстро получать соответствующие данные, проливают свет и на аналогичные явления у других организмов, даже у человека.

Сосущие инфузории (Suctoria). Представители этого четвертого класса простейших находятся в близком родстве с ресничными инфузориями и, по-видимому, произошли от них в процессе эволюции. Сосущие инфузории, подобно ресничным, имеют макронуклеус и микронуклеус (рис. 218). Молодые особи покрыты ресничками и активно плавают, взрослые же

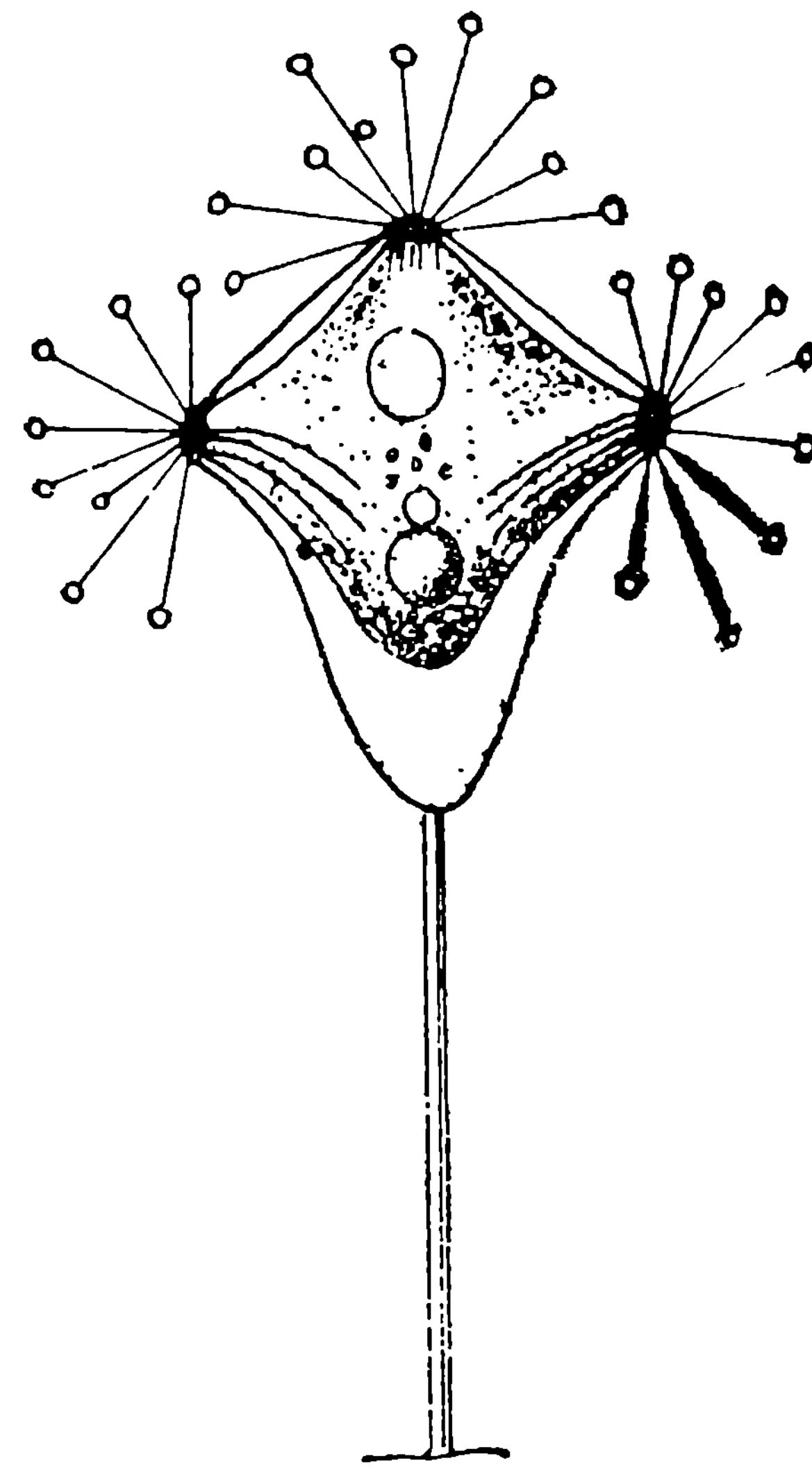


Рис. 218. Строение сосущей инфузории *Acineta tuberosa*.

ведут сидячий образ жизни и прикреплены к субстрату особым стебельком. Тело снабжено группой тонких цитоплазматических щупалец, из которых одни заострены и служат для прокалывания жертвы, а другие оканчиваются округлыми клейкими расширениями, позволяющими схватывать и удерживать ее. Хотя у взрослых особей и нет ресничек, у них есть базальные тельца. При бесполом размножении, когда на теле родительской особи формируется почка, базальные тельца размножаются, располагаются у поверхности почки и образуют реснички. После деления ядра почка отделяется и уплывает; когда она прикрепляется ко дну, реснички у нее исчезают и развиваются щупальца.

Споровики (Sporozoa). Это обширная группа паразитических простейших, к которой относятся, в частности, возбудители таких серьезных заболеваний, как *кокцидиоз* кур и *малярия* человека. У споровиков нет ни органов активного передвижения, ни сократительных вакуолей. Большинство их в период роста паразитирует внутри клеток организма-хозяина, где они всасывают питательные вещества прямо через клеточную стенку. Малярийный паразит (*Plas-*

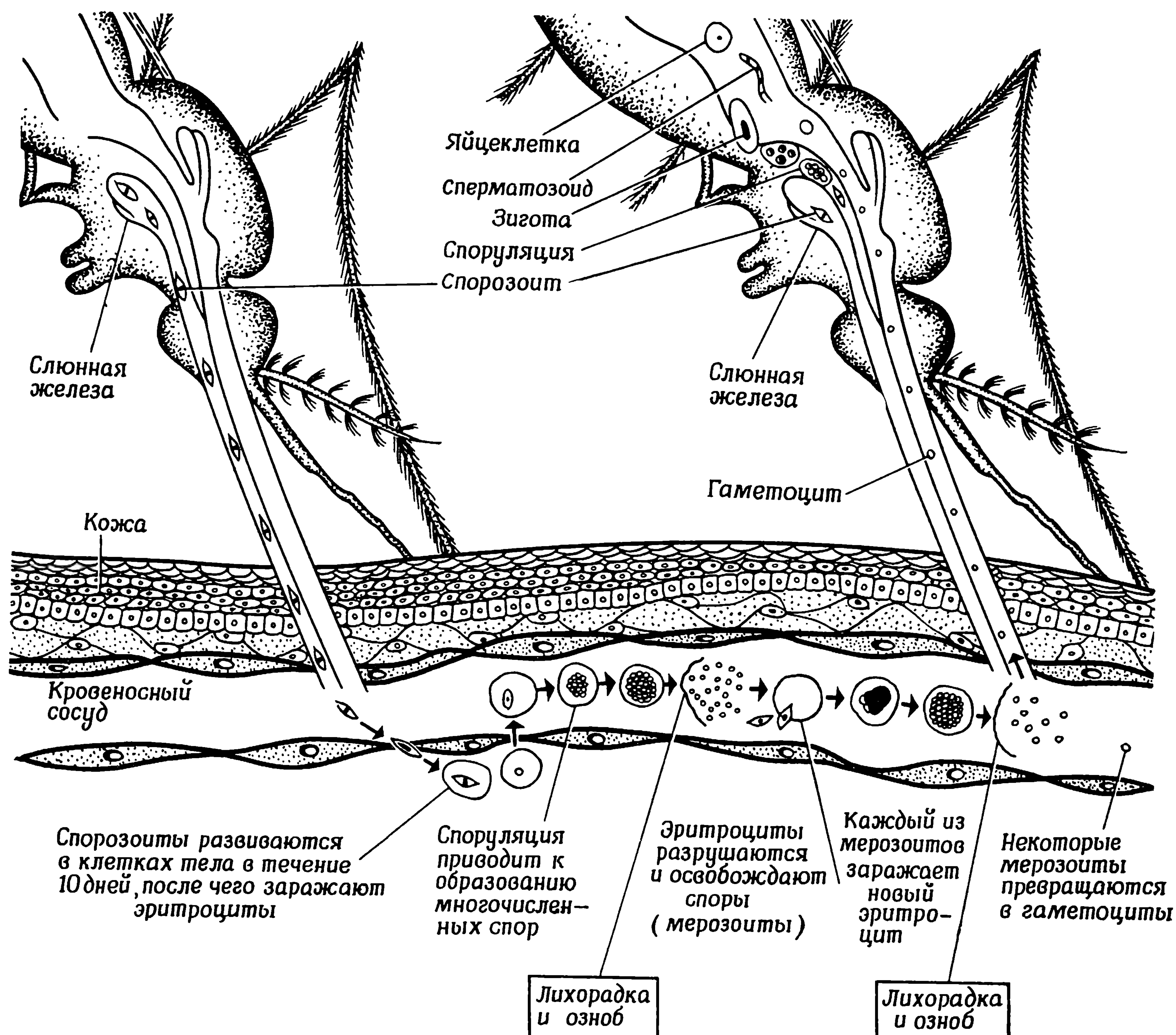


Рис. 219. Жизненный цикл споровика *Plasmodium*, вызывающего малярию у человека и других млекопитающих.

Зараженный комар (вверху слева) при укусе «впрыскивает» некоторое число спорозоитов плазмодия в кровяное русло человека. Спорозоиты размножаются бесполом путем (споруляцией) в эритроцитах хозяина. Инфицированные эритроциты разрушаются, вновь образовавшиеся мерозоиты освобождаются и проникают в другие эритроциты. При разрушении эритроцитов освобождаются токсичные вещества, которые периодически вызывают лихорадку и озноб. Тем временем часть мерозоитов превращается в гаметоциты, способные заразить других комаров при укусе ими человека. Из гаметоцитов образуются яйца и сперматозоиды (вверху справа); в организме комара происходит половое размножение, после чего зигота путем споруляции производит спорозоиты, которые мигрируют в слюнные железы.

modium) попадает в кровяное русло человека при укусе зараженного комара *Anopheles* (рис. 219). Плазмодии проникают в красные кровяные клетки и каждый из них делится на 12—24 спорозоита, которые высвобождаются при разрушении эритроцита и заражают новые эритроциты, после чего весь этот цикл повторяется. Одновременное разрушение миллионов эритроцитов вызывает приступ озноба, за которым следует повышение температуры, когда освободившиеся токсичные вещества проникают в другие органы тела. Если больного укусит другой, незараженный комар, то вместе с кровью он получит и спорозоиты плазмодия. В же-

лудке комара протекает сложный процесс полового размножения плазмодия и образуются новые спорозоиты, часть которых мигрирует в слюнные железы и отсюда может попасть в кровь другого человека, укушенного этим комаром. В организме человека плазмодий размножается только бесполом способом.

174. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПРОСТЕЙШИМИ

Жгутиковых обычно считают исходной группой организмов, от которой произошли не только все другие простейшие, но также выс-

шие растения и животные. Ботаники склонны относить к растениям всех жгутиковых, которые содержат пигменты, участвующие в фотосинтезе, и родственные им формы, утратившие пигмент (такие, как некоторые эвглени и динофлагелляты). Зоологи же обыкновенно относят всех жгутиковых, в том числе полностью автотрофных, к животным; для этого, пожалуй, нет достаточных оснований, но есть веские доводы в пользу объединения всех жгутиковых в один раздел системы, так как переход от автотрофного питания к голозойному, по-видимому, произошел независимо в разных группах.

Саркодовые связаны со жгутиковыми рядом промежуточных звеньев; такими звеньями служат несколько родов амебоидных организмов, имеющих жгутики, а также формы, которые похожи на типичных жгутиковых, когда они свободно плавают в воде, но, оказавшись на твердом субстрате, теряют жгутики и начинают ползать подобно амебам. Такое обилие переходных форм позволяет предполагать, что превращение жгутиковых в саркодовых, возможно, совершалось в ходе эволюции неоднократно.

Ресничные инфузории образуют обособленную группу и, вероятно, возникли в результате эволюции жгутиковых только один раз. Сосущие инфузории, несомненно, родственны ресничным. Эволюционное происхождение макронуклеуса неизвестно. У большинства ресничных инфузорий при конъюгации вместе с ядром переходит в другую клетку и небольшое количество цитоплазмы, отделяющееся от основной ее массы в полости «рта», так что образуется *гамета* с длинным хвостиком. Затем конъюгирующие организмы обмениваются гаметами, которые переходят из клетки в клетку, двигаясь в противоположных направлениях. Весьма возможно, что споровики представляют собой сборную группу. У одних видов имеются черты сходства с жгутиковыми, другие больше похожи на саркодовых. Множественное деление можно рассматривать как приспособление к паразитическому образу жизни. Эволюционный переход от одного класса простейших к другому не требует очень большого числа изменений, поэтому нельзя исключить возможность того, что в процессе эволюции тот или иной переход совершался многократно.

175. ТИП ГУБКИ (Porifera)

Представители этого типа животных (рис. 220 и 221) имеют тело с пористыми стенками и внутренней полостью, выстланной *воротничковыми клетками*, или *хоаноцитами*. Тело состоит в основном из студнеобразного вещества, внут-

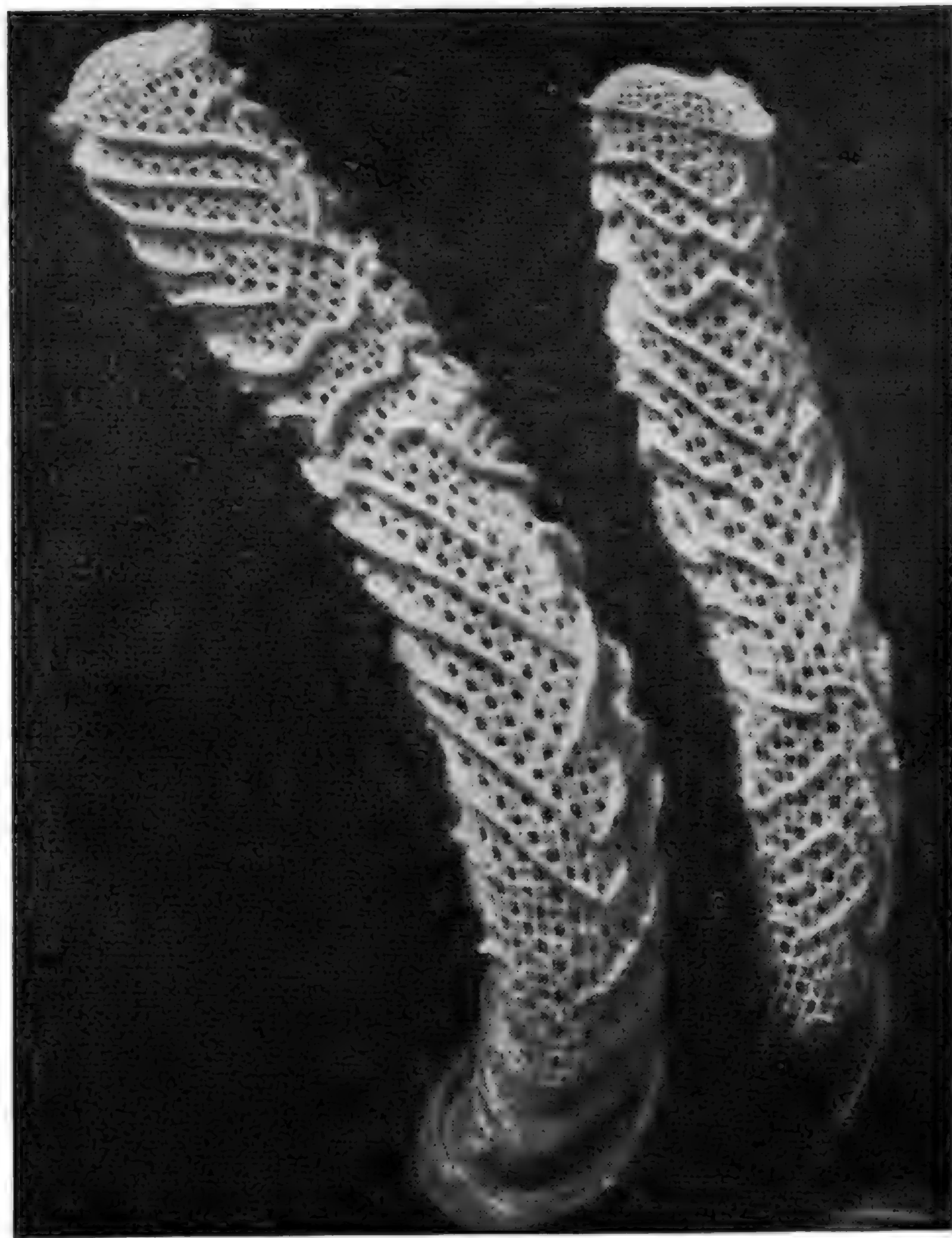


Рис. 220. Скелет «стеклянной» губки *Euplectella*. Пересекающиеся гребни образованы слившимися гексагональными структурами.

ри которого находится скелет из белка, углекислого кальция или кремнезема. Нервной системы, по-видимому, нет. Губки относятся к клеточному уровню организации. Вместо одной клетки, выполняющей все жизненные функции (как у простейших), мы находим здесь «разделение труда» между клетками разного типа, специализированными для выполнения определенных функций — питания, размножения, опорной функции. Таким образом, у губок имеется уже дифференциация клеток, но еще нет или почти нет координации между клетками, необходимой для организации их в ткани. Клетки образуют очень рыхлый, непрочный комплекс, и если протереть губку через шелковое сито, то связи между ними можно совершенно нарушить, хотя сами клетки при этом не повреждаются. Затем клетки могут снова объединиться в комплекс, сходный с первоначальным. Так как губки обладают рядом своеобразных морфологических особенностей, свойственных только этому типу, их обычно считают боковой ветвью эволюционного ствола много-

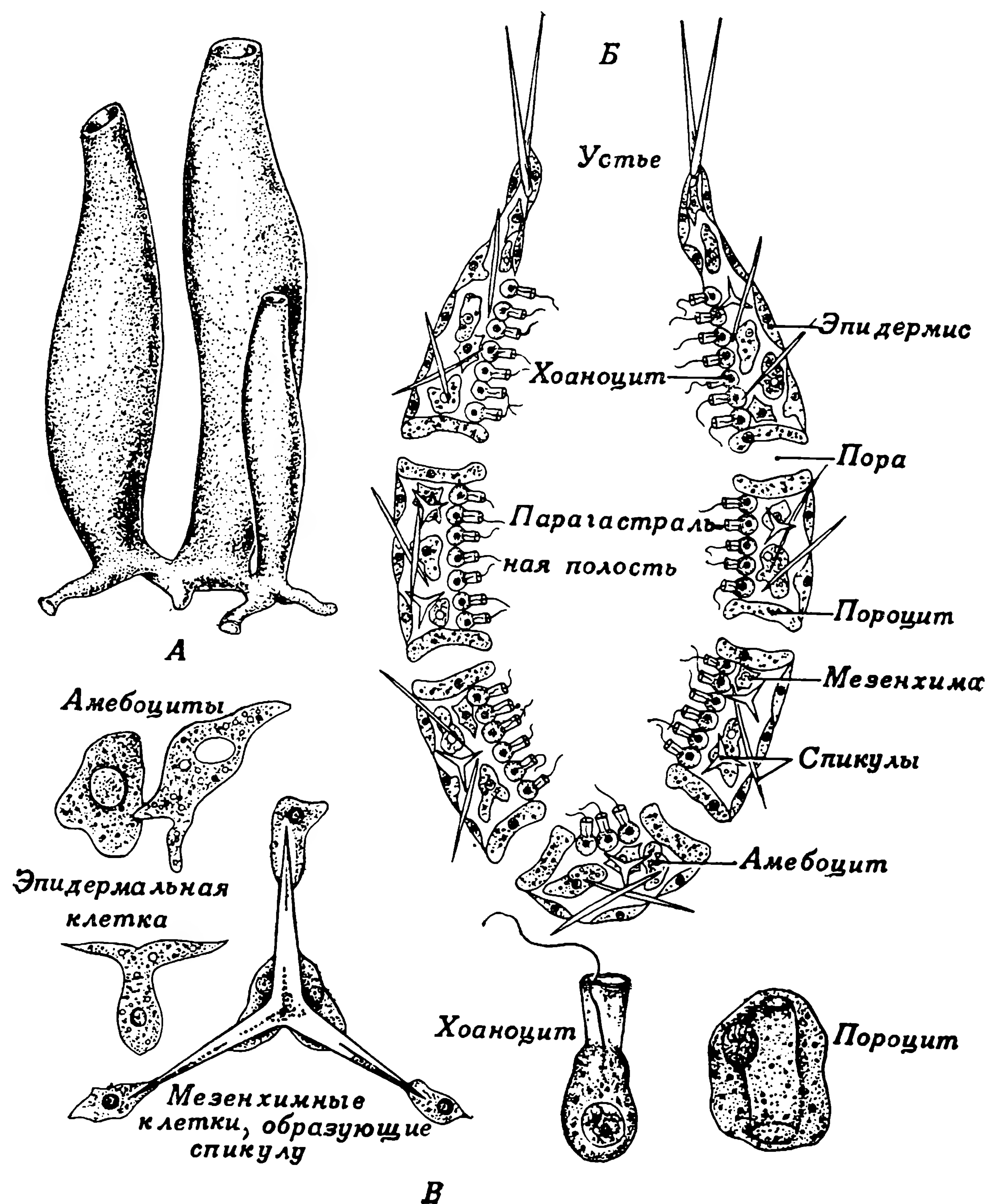


Рис. 221. Губки.

А. Часть колонии. Б. Схематический разрез.
В. Различные типы клеток, входящих в состав организма.

клеточных животных. Они произошли от жгутиковых независимо от других Metazoa и не дали начала никакому другому типу.

Живые губки напоминают кусок сырой печени; обычно они имеют грязно-коричневую окраску, слизистую поверхность и неприятный запах. Губки — сидячие организмы различной величины от 1 см до 2 м в высоту; они могут образовывать плоский нарост, могут быть шаровидными, веерообразными или иметь форму чаши или вазы. Большинство губок — морские организмы, только одно семейство их обитает в пресных водах.

Губки добывают пищу, пропуская через себя воду и отсеживая из нее микроскопические организмы. Характерная особенность губок — наличие у них *хоаноцитов*, или *воротничковых клеток*, с жгутиками, биение которых создает ток воды, необходимый для снабжения организма пищей и кислородом и для удаления дву-

окси углерода и продуктов обмена. Хоаноциты некоторых сложно устроенных губок способны ежеминутно «перекачивать» объем воды, равный объему самой губки. В студенистом основном веществе тела блуждают многочисленные амебоциты; они собирают пищу из клеток, выстилающих поры, выделяют основное вещество и материал для построения скелета (белок, углекислый кальций или кремнезем), вбирают в себя отходы метаболизма, а в случае необходимости превращаются в эпидермальные клетки. Каждая клетка тела обладает раздражимостью и может реагировать на внешние воздействия; однако у губок нет ни специальных сенсорных клеток, ни нервных клеток, благодаря которым животное в целом могло бы реагировать на раздражение.

Существует три класса губок, различающихся по типу скелета: у *известковых* губок (Calcarea) структурные элементы скелета, называемые

спикулами, состоят из углекислого кальция; у *Hexactinellida* скелет построен из шестилучевых кремневых спикул, а у *Demospongia* — из волокон спонгина или из кремневых спикул, не имеющих шестилучевой формы (рис. 221).

Для изготовления туалетных губок используют виды, обитающие в теплых, мелких участках моря с каменистым дном. Их достают шестами с вилообразным наконечником, выдерживают на воздухе, пока они не погибнут, и оставляют в мелкой воде, чтобы мякоть подверглась разложению. Затем губки выбивают, промывают и отбеливают на солнце. После такой обработки в губке остается только сеть из спонгина с многочисленными пустотами, благодаря которым она может впитывать большое количество воды. В таком виде губки поступают в продажу.

Все губки, по-видимому, диплоидны, и им свойственны обычные для всех *Metazoa* процессы овогенеза и сперматогенеза. Яйцеклетки остаются в стенке тела, непосредственно под слоем хоаноцитов и оплодотворяются здесь сперматозоидами от другой губки, приносимыми током воды.

Эмбриональное развитие губок резко отличается от развития всех остальных многоклеточных животных. В результате дробления оплодотворенного яйца возникает образование, подобное бластуле других животных, но как бы вывернутой наизнанку. Ядра лежат близ тех концов клеток, которые обращены внутрь, и развивающиеся жгутики также обращены внутрь, а не наружу. У зародыша есть еще одна своеобразная особенность: на вегетативном полюсе имеется «рот», через который он получает пищу от родительского организма. К концу эмбрионального развития зародыш через этот рот выворачивается «наизнанку», а затем, пройдя сквозь слой хоаноцитов, попадает в систему внутренних каналов родительской особи и, наконец, выходит в воду в виде свободноплавающей личинки. В результате выворачивания жгутики оказываются на наружной поверхности: с их помощью личинка плавает. В конце концов она прикрепляется передним концом к дну, и часть ее поверхности, покрытая жгутиками, впячивается внутрь задней половины, так что образуется двуслойный мешок. Попавшие внутрь клетки, снабженные жгутиками, становятся хоаноцитами, а из наружного слоя образуется все остальное тело губки.

Губки обладают поразительной способностью восстанавливать свою организацию. Если протереть губки сквозь тонкую шелковую ткань, она разбивается на мельчайшие комочки из клеток. Освобождающиеся при этом хоаноциты плавают близ дна сосуда, а амебоциты ползают

по дну. Случайно придя в соприкосновение друг с другом, клетки уже не расходятся, и на дне сосуда образуется множество шариков, каждый из которых может превратиться в крошечную губку, если только он содержит как хоаноциты, так и амебоциты. Клетки обладают видовой специфичностью, и если в одном сосуде смешать материал двух растертых губок разных видов — желтого и оранжевого, — то каждый из образующихся шариков будет либо желтым, либо оранжевым, но не смешанным.

176. КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (*Coelenterata*) И ГРЕБНЕВИКИ (*Ctenophora*)

Помимо активно плавающих рыб и китов, в открытом море и в других водоемах живет множество организмов, пассивно переносимых течениями. Некоторые из них способны плавать, но не настолько быстро, чтобы значительно перемещаться в горизонтальном направлении или оставаться на одном месте, несмотря на течение. Совокупность таких организмов называют *планктоном*. К планктонным простейшим относятся радиолярии и фораминиферы, а растительный планктон составляют разнообразные водоросли. Самые крупные планктонные организмы — это *медузы*, образующие огромные скопления в приповерхностном слое воды. Медузы относятся к типу *кишечнополостных* (*Coelenterata*); родственную им группу планктонных организмов составляют *гребневики* (*Ctenophora*). Медузы обладают многочисленными щупальцами со стрекательными клетками; они медленно передвигаются отдельными толчками в результате сокращений своего тела, имеющего форму зонтика. У гребневиков только одна пара щупалец, и передвигаются они за счет биения гребных пластинок, представляющих собой ряды слившихся ресничек. У представителей обоих типов тело покрыто однослойным эпителием (эпидермисом); другой слой эпителиальных клеток (гастродерма) выстилает пищеварительную полость. Пространство между этими двумя слоями эпителия заполнено студенистой *мезоглеей*, которая составляет основную массу тела и может содержать немногочисленные клетки. Кишечнополостные и гребневики — в основном плотоядные животные; пищей им служат черви, мелкие ракообразные и рыбы. Кроме свободноплавающих медуз, к типу кишечнополостных относится ряд донных форм (гидры, актинии, коралловые полипы) и колониальные формы, плавающие на поверхности моря (сифонофоры).

Полагают, что кишечнополостные произошли от того же ствола, что и все высшие животные:

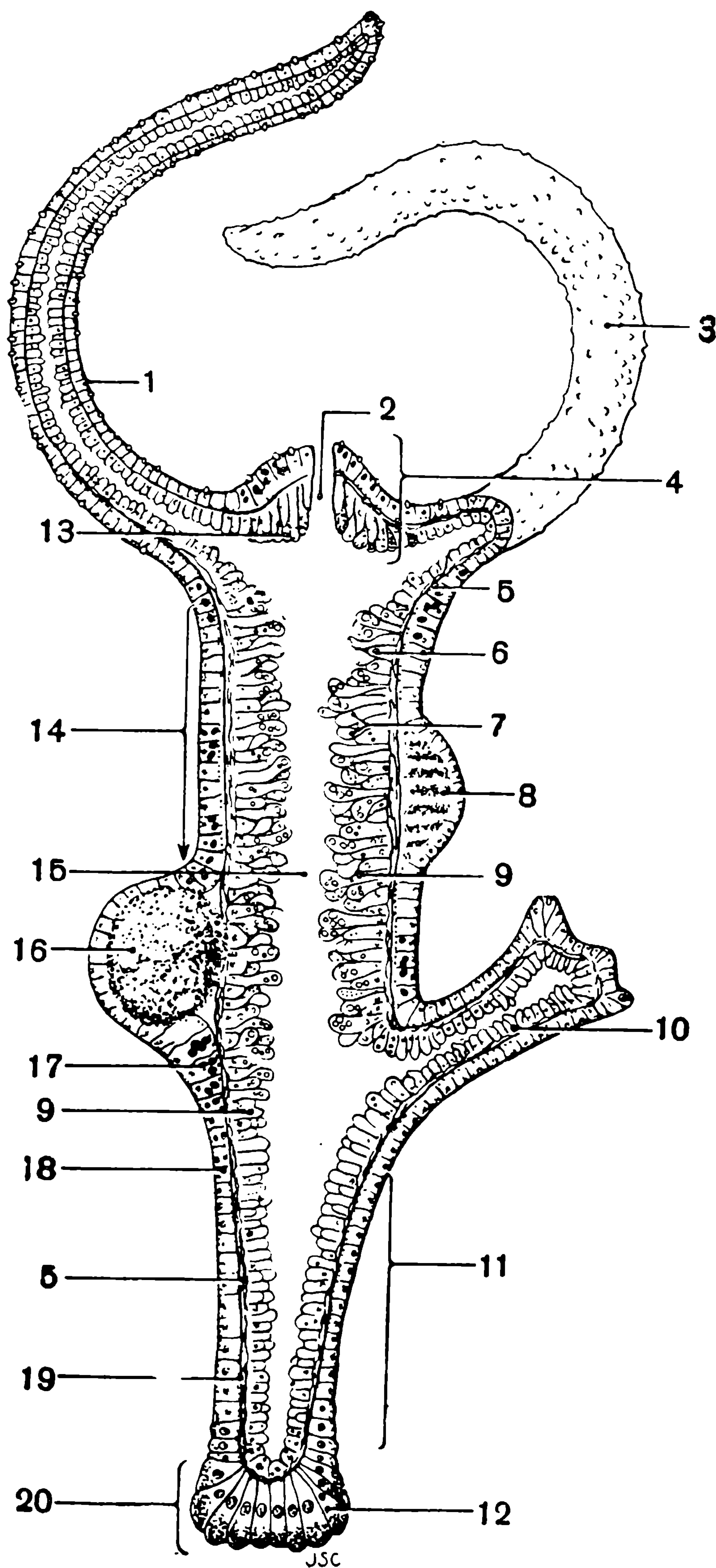


Рис. 222. Схема строения гидры (продольный разрез).

На этой схеме изображены и женские и мужские половые органы, однако на самом деле они находятся у разных особей. Справа показано бесполое размножение почкованием. 1 — нематоцит; 2 — ротовое отверстие; 3 — щупальце; 4 — область гипостома; 5 — опорная пластинка; 6 — пищеварительная вакуоль; 7 — железистые клетки; 8 — мужская гонада; 9 — пищеварительные клетки; 10 — почка; 11 — стебелек; 12 — секреторные клетки эпидермиса; 13 — секреторные клетки; 14 — область «желудка»; 15 — гастроваскулярная полость; 16 — женская гонада; 17 — интерстициальная клетка; 18 — эпидермис; 19 — мезогля; 20 — подошва.

так же как и последние, они имеют центральную пищеварительную полость, соединенную с внешней средой ртом (у губок, напротив, ее нет). Ткани кишечнополостных можно примерно разбить на те же категории, что и ткани высших животных: эпителиальная, соединительная, нервная и репродуктивная.

Типичный для кишечнополостных план строения можно рассмотреть на примере гидры (*Hydra*) — крошечного животного, которое обитает в прудах и представляется невооруженному глазу чем-то вроде кусочка растрепанной бечевки (рис. 222). Оно названо по имени древнегреческого мифологического чудовища, с которым боролся Геракл; как только Геракл отрубал у гидры одну из ее голов, на ее месте тотчас же вырастали две новые. Животное гидра обладает подобной же способностью к регенерации, и если разрезать ее на несколько частей, то каждая из них восстанавливает все недостающие части и вновь превращается в целое животное. Тело гидры, длина которого обычно не превышает 1 см, состоит из двух слоев клеток, окружающих центральную гастроваскулярную (т. е. «желудочнососудистую») полость, называемую так потому, что она выполняет как пищеварительную, так и циркуляционную функцию. Лежащая снаружи эктодерма служит защитным слоем, а внутренняя энтодерма играет главным образом роль пищеварительного эпителия. Основания клеток обоих слоев вытянуты и образуют сократимые мышечные волокна; эктодермальные волокна — продольные, а энтодермальные — кольцевидные. Сокращая те или другие волокна, гидра может сжимать, вытягивать или изгибать тело. Всю свою жизнь животное проводит на камне, веточке или листе, к которым оно прикрепляется при помощи диска клеток, находящегося у основания тела. На другом конце тела расположен рот, соединяющий гастроваскулярную полость с внешней средой; он окружен венчиком щупалец, каждое из которых может быть в 1,5 раза длиннее самого тела. Щупальца состоят из наружной эктодермы и внутренней энтодермы и могут быть полыми или сплошными.

Кишечнополостные — единственная группа животных, обладающих *стрекательными капсулами*, или *нематоцитами* (рис. 223); эти капсулы лежат в наружном слое и содержат скрученную полую нить; в ответ на раздражение они выбрасывают эту нить, и заключенный в ней яд парализует мелких животных, которые служат им добычей. Стрекательная капсула напоминает по форме воздушный шар и снабжена длинным трубковидным отростком, который как бы вывернут наизнанку, плотно скручен и лежит во внутренней полости нематоцита. На наружной поверхности каждой стрекательной клетки имеется небольшой выступ, играющий роль «взрывателя»: он реагирует на прикосновение или на химические вещества, растворенные в воде (на «вкус» воды), и застав-

ляет стрекательную капсулу выбрасывать свою нить. Стрекательную капсулу животное может использовать только один раз; будучи разряжена, она отбрасывается и замещается новой, образующейся из специальных клеток.

Щупальца окружают добычу и проталкивают ее через рот в гастроваскулярную полость, где начинается ее переваривание. Когда пища распадается на мелкие фрагменты, отдельные частицы ее захватываются псевдоподиями энтодермальных клеток и переваривание завершается в пищевых вакуолях внутри этих клеток.

Дыхание и выделение происходят путем диффузии, так как тело гидры очень невелико и все ее клетки расположены достаточно близко к поверхности. Вытягивание и сокращение тела создает циркуляцию содержимого гастроваскулярной полости; этой циркуляции способствует также биение жгутиков, имеющих у некоторых из клеток энтодермы. Других приспособлений для циркуляции жидкости у гидры нет.

Первые настоящие нервные клетки в царстве животных мы находим у кишечнополостных. У них много нервных клеток, которые образуют неравномерную сеть и связывают чувствительные клетки, находящиеся в стенке тела, с мышечными и железистыми клетками. Это создает возможность некоторой примитивной координации; у кишечнополостных нет скопления нервных клеток, вроде «головного» или «спинного» мозга, и импульс, возникающий в одном

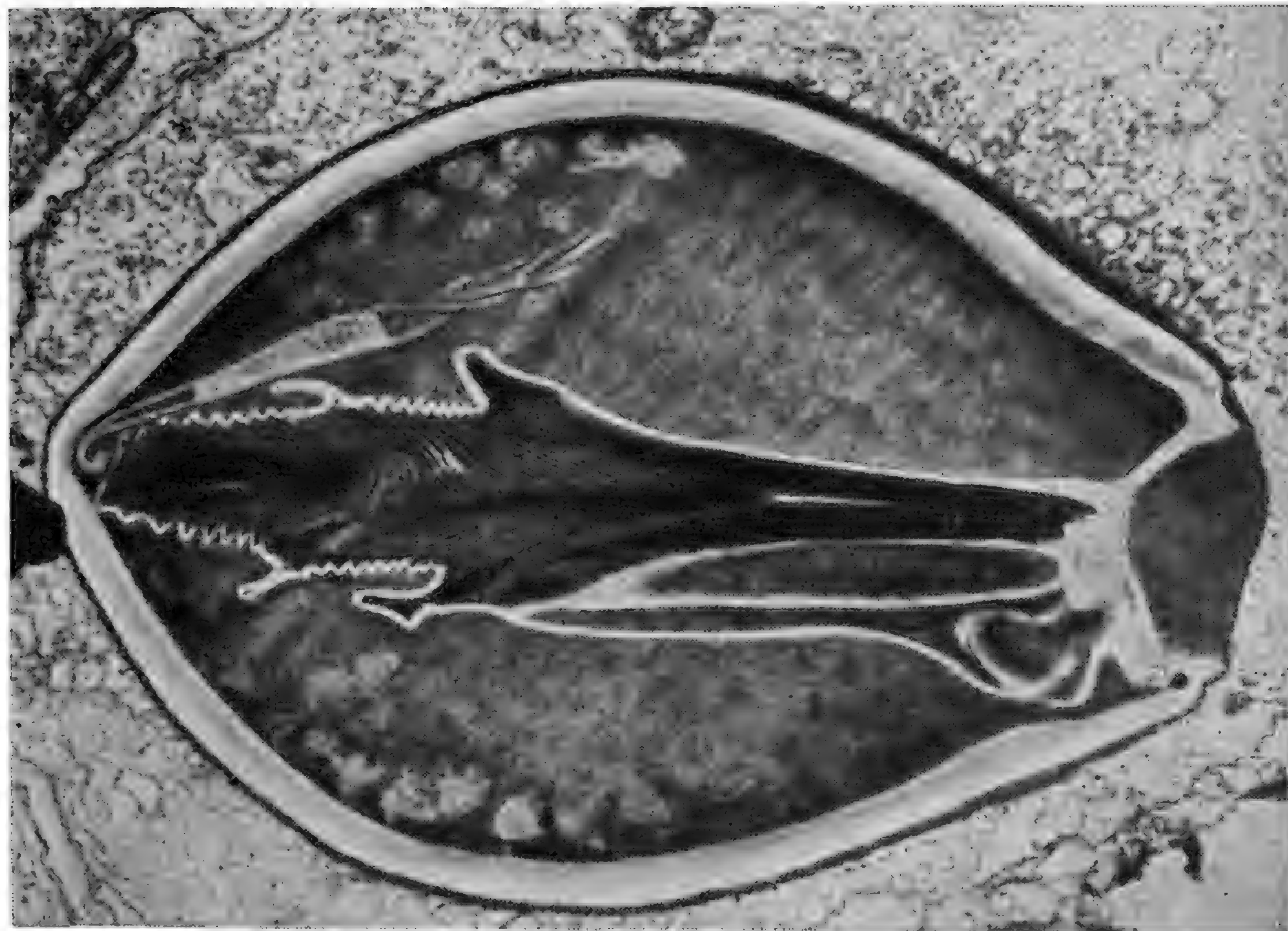
участке тела, распространяется более или менее одинаково во всех направлениях.

При оптимальных условиях окружающей среды гидра размножается бесполым путем — путем почкования, но в застойной воде образует половые формы (самцов и самок). Появление половых форм вызывается повышением парциального давления CO_2 в воде; в дальнейшем самцы при почковании дают только самцов, а самки — только самок.

Кроме гидры и сходных с ней форм, к типу кишечнополостных относится до 10 000 различных видов, в том числе такие внешне не сходные между собой организмы, как медузы, коралловые полипы и актинии (рис. 224). У медуз и гидроидных полипов тело состоит из наружной эктодермы и внутренней энтодермы, между которыми находится неживой студенистый слой (мезоглея); у гидры мезоглея образует тонкий слой, а у медузы она очень массивная и вязкая, что придает телу известную жесткость. Сходство плана строения этих двух организмов показано на рис. 225. Медуза похожа на перевернутую «вверх ногами» гидру с сильно утолщенным слоем мезоглеи. Таким образом, гидра и медуза построены по одному и тому же основному плану, но с видоизменениями, связанными с тем, что одна из них приспособлена к сидячему образу жизни, а другая — к свободному плаванию.

Некоторые морские кишечнополостные замечательны тем, что у них чередуются половое

Рис. 223. Электронная микрофотография неразрядившегося нематоцита гидры (в сагиттальном разрезе).



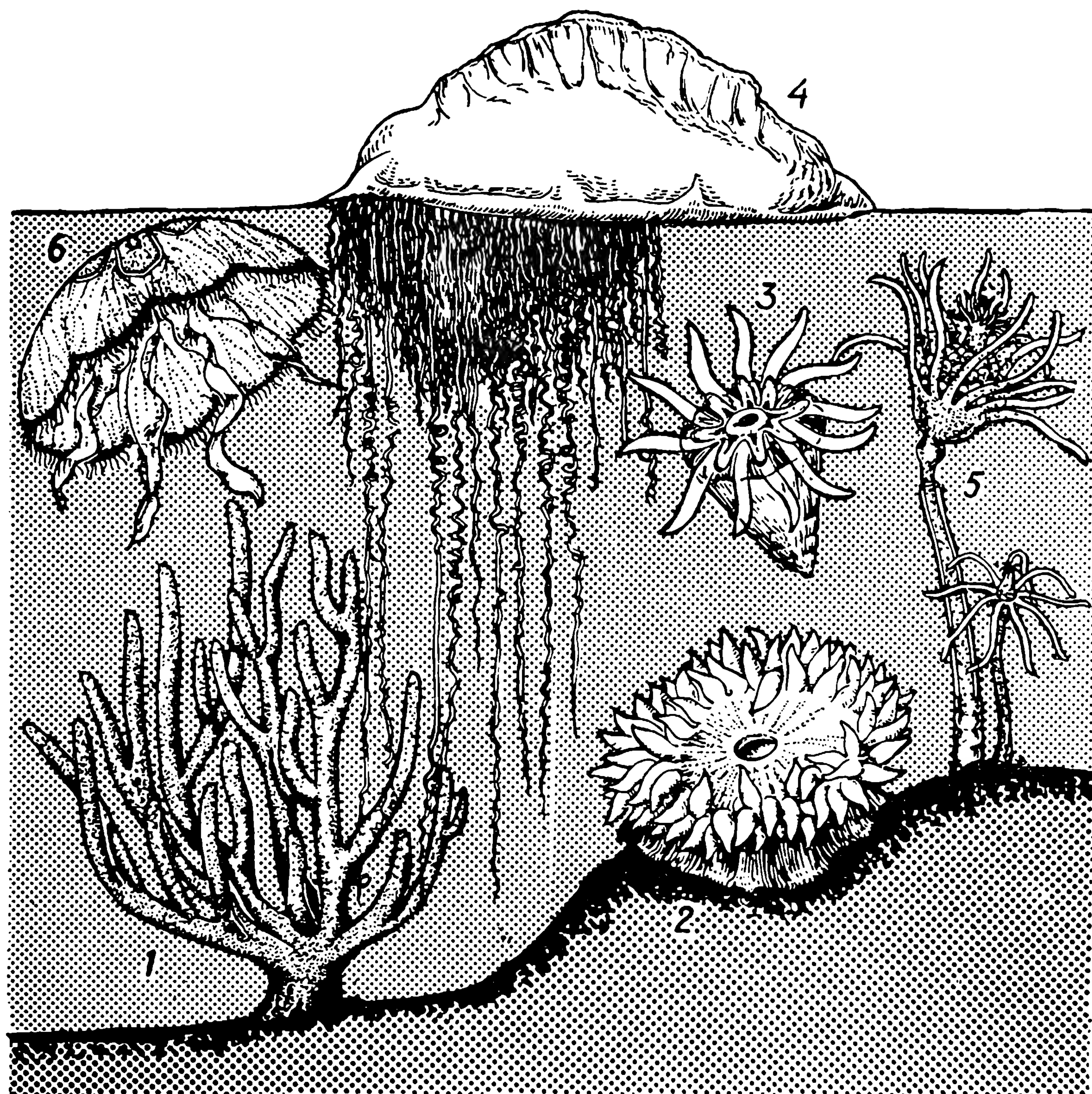


Рис. 224. Некоторые из обычных представителей типа кишечнополостных.

Класс Anthozoa: 1 — колония коралла *Gorgonia*; 2 — актиния; 3 — коралл *Cariophyllia communis*. Класс Hydrozoa: 4 — физалия; 5 — *Tubularia*. Класс Scyphozoa: 6 — медуза *Aurelia*.

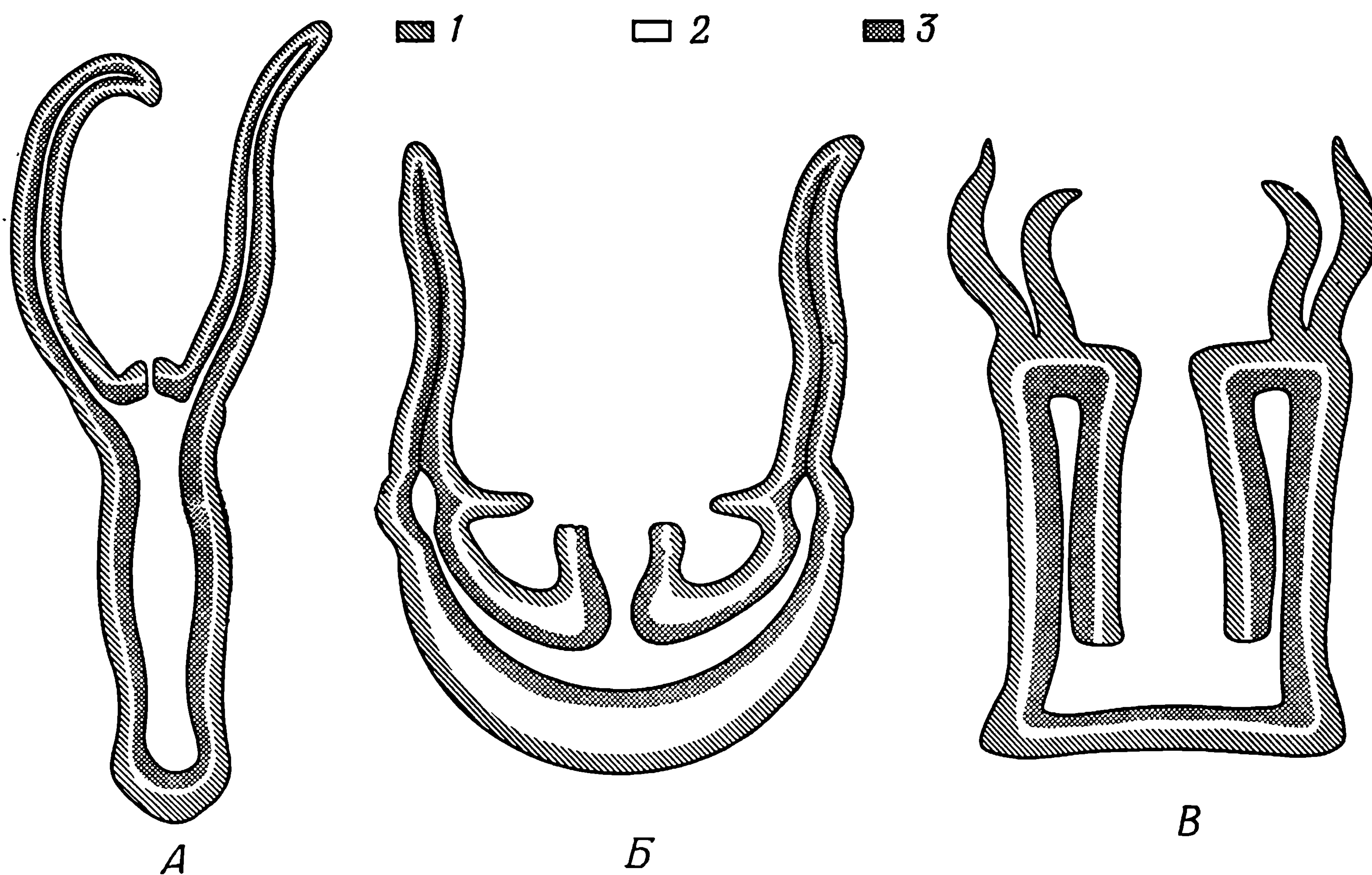


Рис. 225. Схема, показывающая сходство основного плана строения гидры, медузы и актинии.

А. Гидра. Б. Медуза (перевернута). В. Актиния. 1 — эктодерма; 2 — мезоглея; 3 — энтодерма.

и бесполое поколения аналогично чередованию поколений у растений; однако у кишечно-полостных оба поколения представлены диплоидными организмами. Многие виды *медуз* размножаются половым путем. При этом образуются личинки — *планулы*, из которых развиваются полипы — сидячие мешковидные организмы, похожие на гидру; полипы в свою очередь размножаются бесполом путем и дают новых свободноплавающих медуз, имеющих форму перевернутой чаши (рис. 226). Многие морские кишечнополостные образуют колонии из сотен и тысяч особей. Развитие колонии начинается с одной особи, которая размножается почкованием, но почки не отделяются от родительского организма, а остаются прикрепленными к нему и сами продолжают почковаться. Со временем в одной колонии возникают особи различных типов: некоторые специализированы для питания, другие — для размножения.

Физалия (рис. 224), внешне напоминающая медузу, в действительности представляет собой колонию гидроидных полипов и медуз. Длинные щупальца физалии снабжены стрекательными капсулами, способными парализовать крупную рыбу и нанести серьезную травму человеку. Колонию поддерживает наполненный газом пузырь, имеющий яркую, переливающуюся пурпурно-зеленую окраску.

Крупнейшая из известных медуз, *Cyanea*, может достигать 4 м в диаметре и иметь щупальца длиной до 30 м. Это чудовище оранжево-голубого цвета — одно из самых крупных беспозвоночных животных, представляющее реальную опасность для пловцов в северной части Атлантического океана.

Актинии и коралловые полипы не имеют медузоидной стадии, но встречаются как поодиночке, так и в колониях. От гидр они отличаются тем, что гастроваскулярная полость у них разделена рядом вертикальных перегородок на несколько камер и эктодерма в области рта заходит внутрь и выстилает глотку (рис. 225). Перегородки в гастроваскулярной полости увеличивают ее поверхность, и благодаря этому актиния может переварить такое крупное животное, как краб или рыба.

В мелководных участках теплых морей почти на каждом квадратном метре дна сидят кораллы и актинии, большей частью ярко окрашенные. Причудливые рифы и атоллы южных морей состоят из остатков многих миллиардов микроскопических чашеобразных известковых образований, созданных в течение прошлых веков колониями коралловых полипов и водорослями *Corallina*. Живые колонии встречаются только в самых верхних частях таких рифов; за их

счет происходит дальнейшее увеличение массы рифа.

Кишечнополостных делят на три класса: 1) Hydrozoa — гидрообразные, к которым относятся гидра, собственно гидроидные полипы, например *Obelia*, и сифонофоры (*Physalia* и др.); 2) Scyphozoa — медузы и 3) Anthozoa — коралловые полипы, к которым относятся настоящие кораллы и альционарии (к ним принадлежат кораллы, используемые для изготовления украшений).

Гребневики (Ctenophora) во многом сходны с кишечнополостными, однако их обычно выделяют в особый тип. Тело гребневика по форме и по величине напоминает грецкий орех и состоит из двух слоев клеток, между которыми заключена студнеобразная масса; на наружной поверхности тела имеется 8 рядов ресничек, расположенных в виде гребешков (гребных пластинок), при помощи которых животное передвигается в воде (рис. 227). На верхнем полюсе тела находится орган, содержащий массу известковых частиц, которые опираются на четыре пучка ресничек, соединенных с чувствительными клетками. Когда тело поворачивается, эти частицы сильнее давят на реснички, оказавшиеся под ними, и раздражают чувствительные клетки, вследствие чего биение ресничек на гребных пластинках ускоряется и тело возвращается в нормальное положение. Биение ресничек регулируется нервными волокнами, идущими от чувствительного органа; после перерезки этих волокон биение ресничек ниже уровня разреза дезорганизуется. Гребневики отличаются от кишечнополостных отсутствием стрекательных капсул и наличием всего лишь двух разветвленных щупалец.

Как кишечнополостные, так и гребневики обладают поразительной способностью к регенерации; из половины, четверти и даже меньшей части тела может получиться целое животное. Эти организмы обладают также выраженной способностью восстанавливать нормальное относительное расположение частей тела после его нарушения. Гидру можно вывернуть наизнанку, вытянув основание тела через рот. Хотя гидра и не может вновь вывернуться, нормальное взаиморасположение эктодермы и энтодермы восстанавливается путем миграции отдельных клеток на надлежащие места.

177. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (Platyhelminthes)

Плоские черви живут в пресной и соленой воде, ползая по камням, различным остаткам и листьям. Подобно гидре, они имеют гастроваскулярную полость (рис. 228), иногда сильно

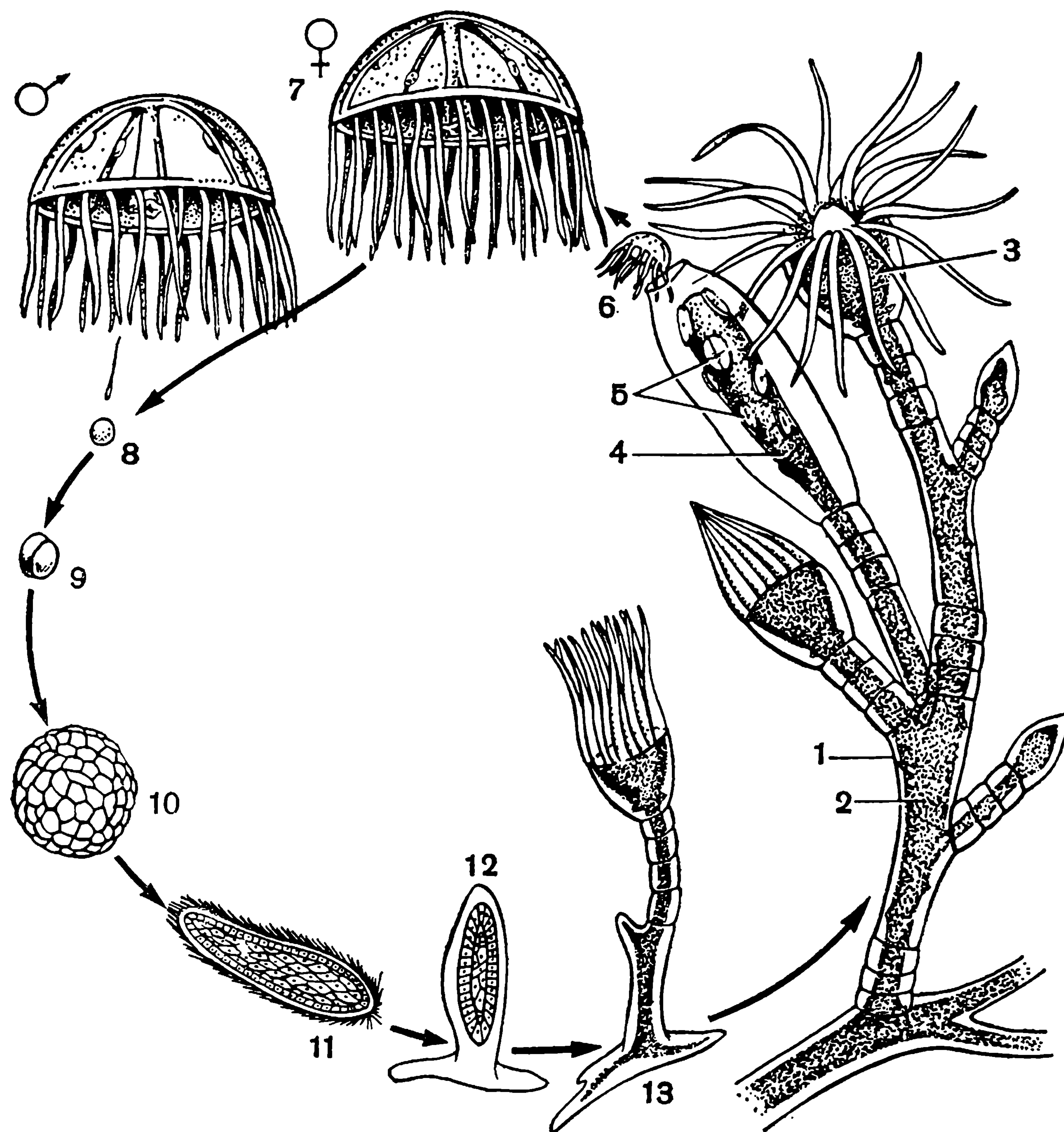


Рис. 226. Строение и жизненный цикл морского колоннального гидронта *Obelia*.

1 — перисарк; 2 — ценосарк; 3 — гидроидный полип; 4 — гонангий; 5 — почки медуз; 6 — особые репродуктивные члены колонии производят медузок путем бесполого размножения — почкования; 7 — образуются два типа медуз: с семенниками и с яичниками; 8 — яйцеклетки и сперма выходят в воду; 9 — в результате оплодотворения образуется зигота; 10 — зигота дробится и превращается в бластулу; 11 — из бластулы развивается личинка — планула; 12 — планула плавает в воде и в конце концов прикрепляется к какой-нибудь твердой поверхности; 13 — развивается новая колония полипов.

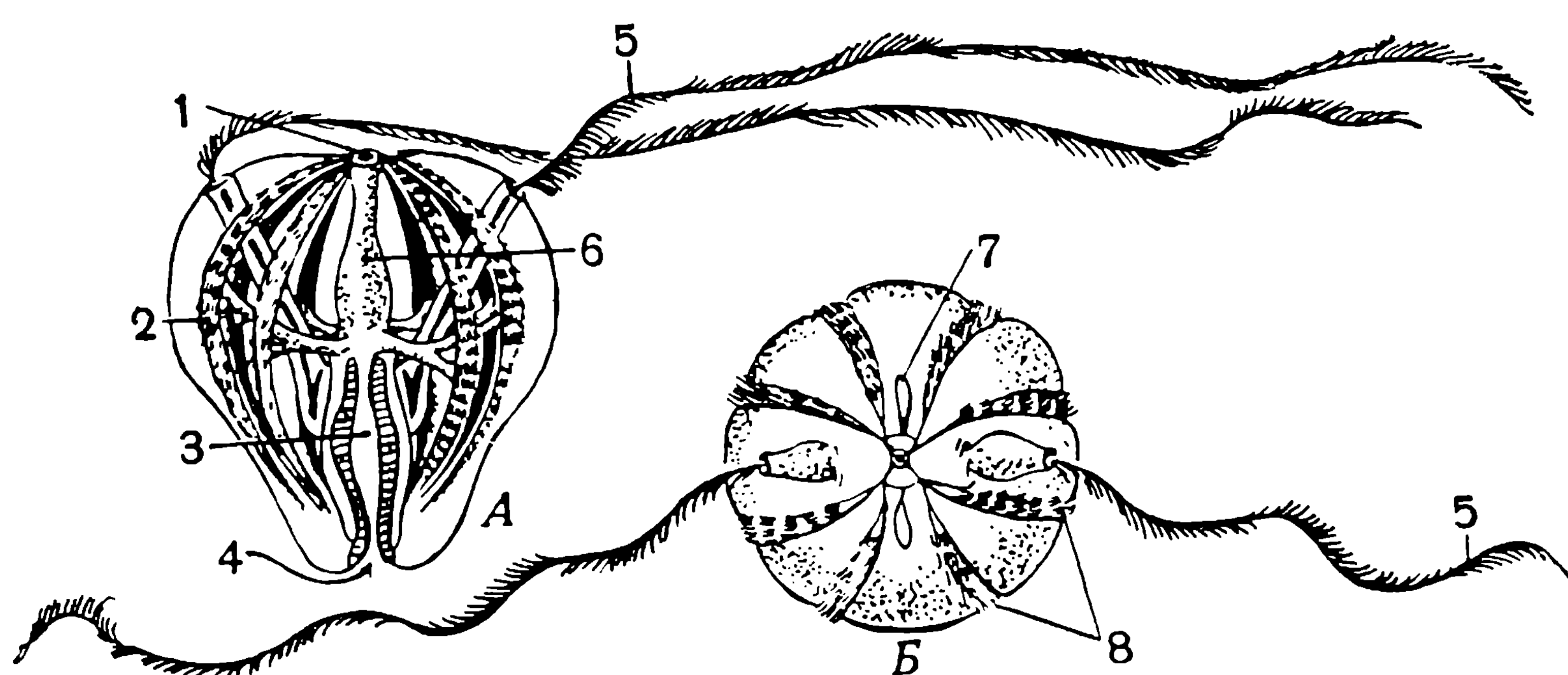
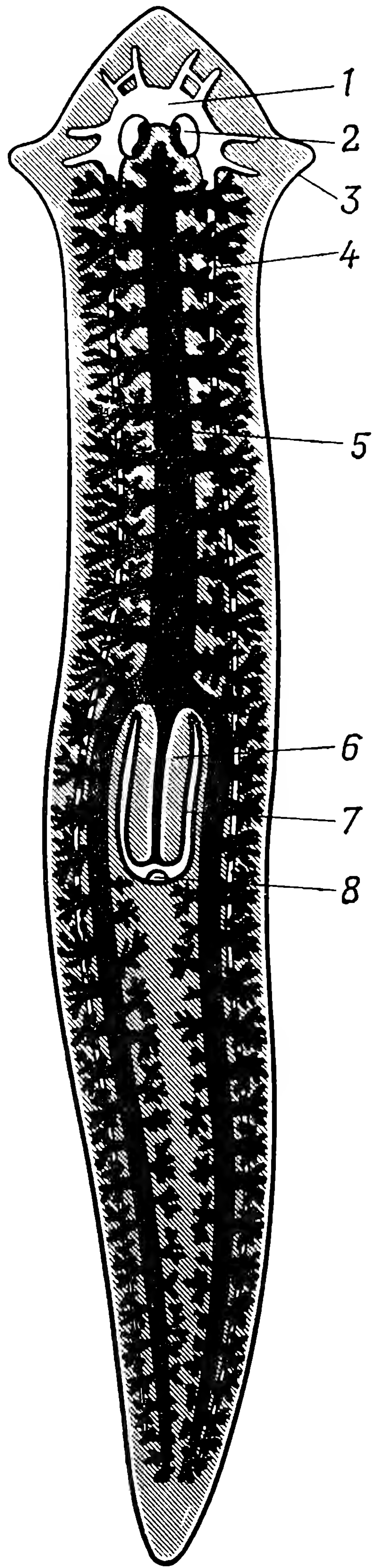


Рис. 227. Гребневик *Pleurobrachia*.

А. Вид сбоку. Б. Вид сверху. 1 — сенсорный орган; 2 — гребная пластинка; 3 — глотка; 4 — рот; 5 — щупальце; 6 — желудок; 7 — каналы; 8 — ряды гребных пластинок.

разветвленную, которая сообщается с внешней средой единственным отверстием — ртом, находящимся на середине брюшной поверхности тела. Кроме наружной эктодермы (эпидермиса) и внутренней энтодермы (гастродермы), у плоских червей имеется третий, промежуточный слой — мезодерма, которая составляет большую часть тела. Плоские черви — наиболее простые из животных, обладающих хорошо развитыми органами, т. е. функциональными

единицами, состоящими из тканей двух или большего числа разных типов; у плоских червей есть, например, мышечная глотка, служащая для поглощения пищи, глазки и сложные органы размножения. Червь обладает двусторонней симметрией, а передний и задний концы его тела различаются между собой. Когда он ползет, одна из поверхностей его тела (спинная, или дорзальная, поверхность) всегда обращена вверх. Передвижение осуществляется от-

Рис. 228. Планария *Dugesia*.

Черным выделена пищеварительная система. 1 — «мозг»; 2 — глаз; 3 — «ушко»; 4 — вентро-латеральный нерв; 5 — кишечник; 6 — глотка; 7 — ротовая полость; 8 — рот.

части при помощи ресничек, расположенных на брюшной, или *вентральной*, поверхности тела, отчасти же — за счет волнообразных мышеч-

ных сокращений, похожих на движения дождевого червя. Железистые клетки, находящиеся также на брюшной поверхности, выделяют слизь, которая облегчает передвижение.

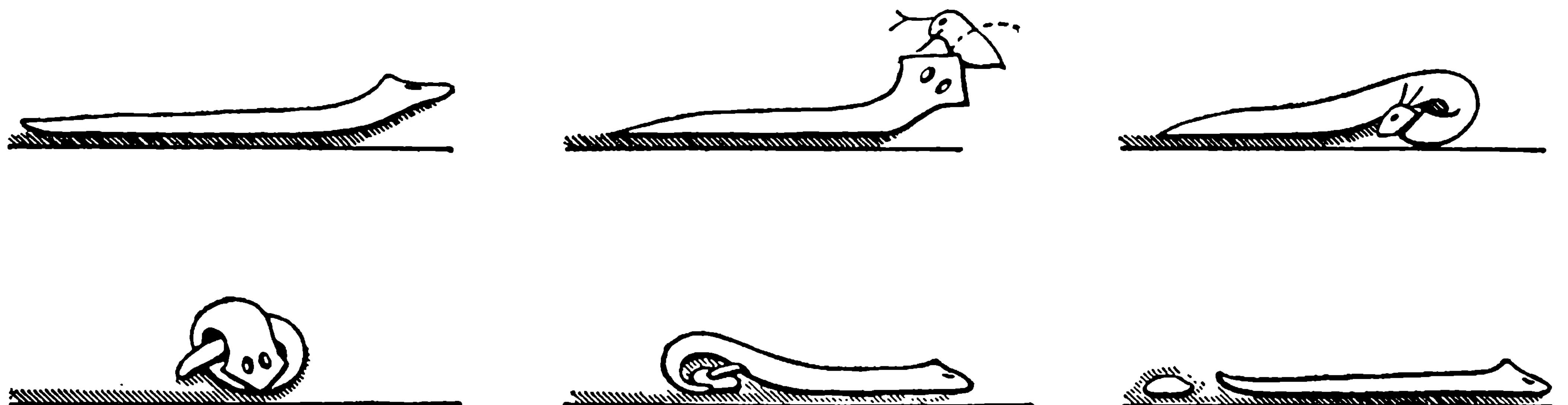
Наиболее обычными свободноживущими плоскими червями являются планарии, встречающиеся по всему земному шару в прудах и ручьях с медленным течением. У обычной планарии *Dugesia* длиной около 15 мм можно видеть глаза и торчащие по бокам «ушки». Планарии — плотоядные, они питаются мелкими живыми и мертвыми животными (рис. 229). Плоские черви могут месяцами жить без пищи, постепенно переваривая собственные ткани; при этом их размеры уменьшаются. Как и у кишечнополостных, дыхание происходит путем диффузии. Для выделения продуктов обмена у плоских червей имеется орган, не встречающийся у более низкоорганизованных форм. Этот орган, известный под названием *пламенных клеток* или *протонефридиев* (рис. 363), образуется из мезодермы; он состоит из сети тонких трубочек, открывающихся на поверхность порами и оканчивающихся веточками. Внутри этих одиночных полых клеток находится по пучку ресничек, биение которых придает ему сходство с пламенем (ресничное пламя). Движение ресничек гонит выделяемую жидкость по трубочкам и через поры наружу. Пресноводные планарии сталкиваются с той же проблемой выведения избытка воды, что и пресноводные простейшие, но у них эту задачу решает не сократительная вакуоль, а ресничное пламя. Некоторые плоские черви заимствуют у поедаемых ими гидр интактные стрекательные капсулы, которые закрепляются в их собственном эпителии и используются для защиты.

Кроме свободноживущих планарий, имеется две группы паразитических плоских червей: сосальщики (Trematoda) и ленточные черви (Cestoda); у тех и других эпидермис лишен ресничек.

Сосальщики по строению сходны со свободноживущими плоскими червями, но имеют одну или несколько присосок для прикрепления

Рис. 229. Захват и поедание добычи планарией *Dugesia*.

Планария поедает добычу — дафнию (мелкое ракообразное), от которой остается лишь пустая раковина — жесткий наружный скелет.



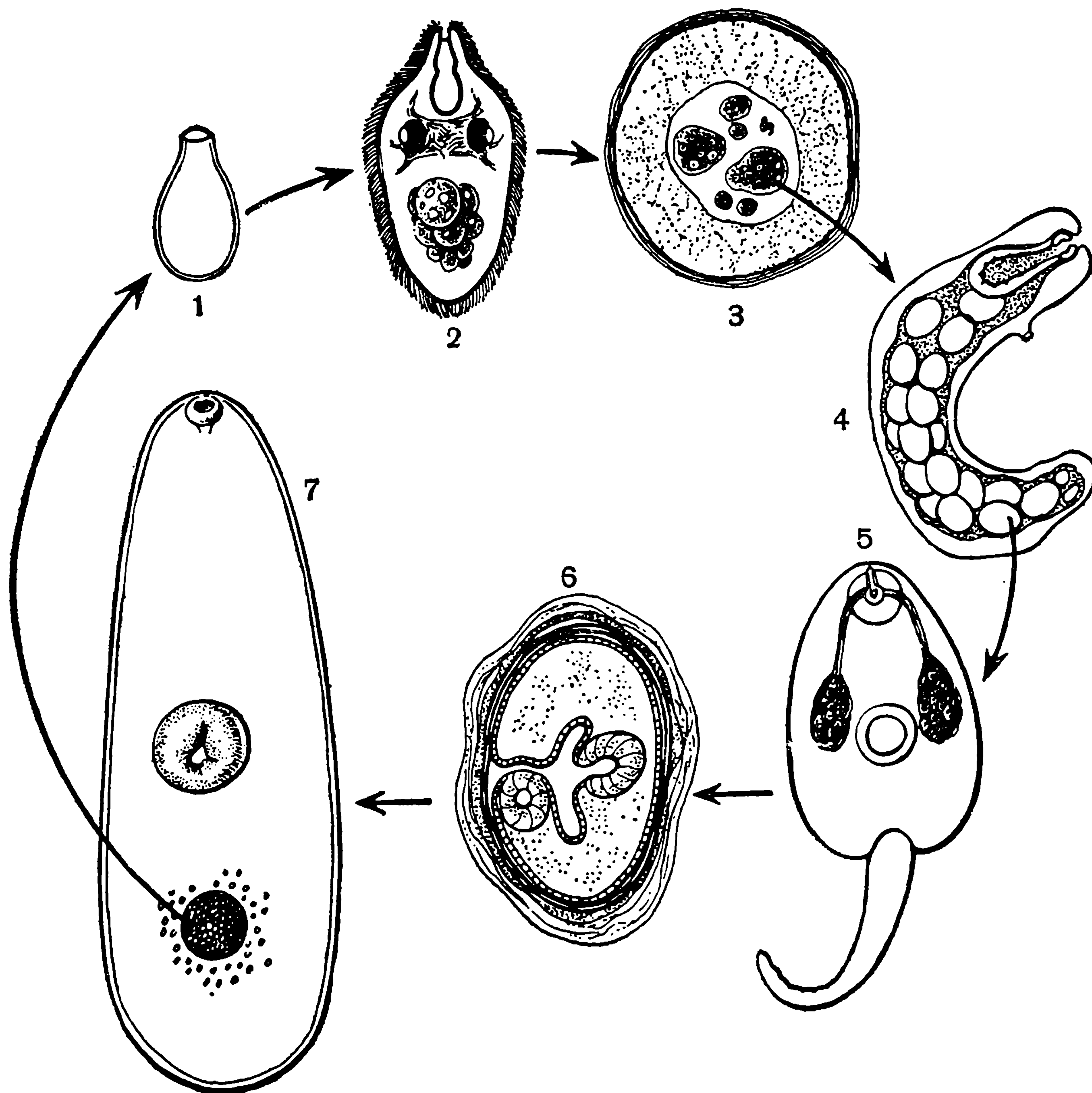


Рис. 230. Цикл развития сосальщика.

Из оплодотворенного яйца (1) развивается мираций (2), который затем вбуравливается в улитку, округляется и превращается в спороцист (3). Из находящихся внутри спороциста зародышей образуются редии (4); выйдя из спороциста, они начинают питаться тканями улитки-хозяина. В редиях из репродуктивной ткани снова развиваются зародыши, вырастающие в новых редий или в церкарий (5), которые выходят из материнских редий и представляют собой миниатюрных сосальщиков, снабженных хвостиком. Церкария, выйдя из улитки, плавает в воде, находит нового хозяина (рака, двусторчатого моллюска или рыбу) и вбуравливается в него, после чего инцистируется; внутри цисты она превращается в метацеркарию (6). Если метацеркария будет съедена окончательным хозяином, она развивается во взрослую двуустку (7) и мигрирует в печень или легкие, где откладывает яйца; из яиц после оплодотворения снова развиваются покрытые ресничками личинки — мирации, и начинается новый цикл.

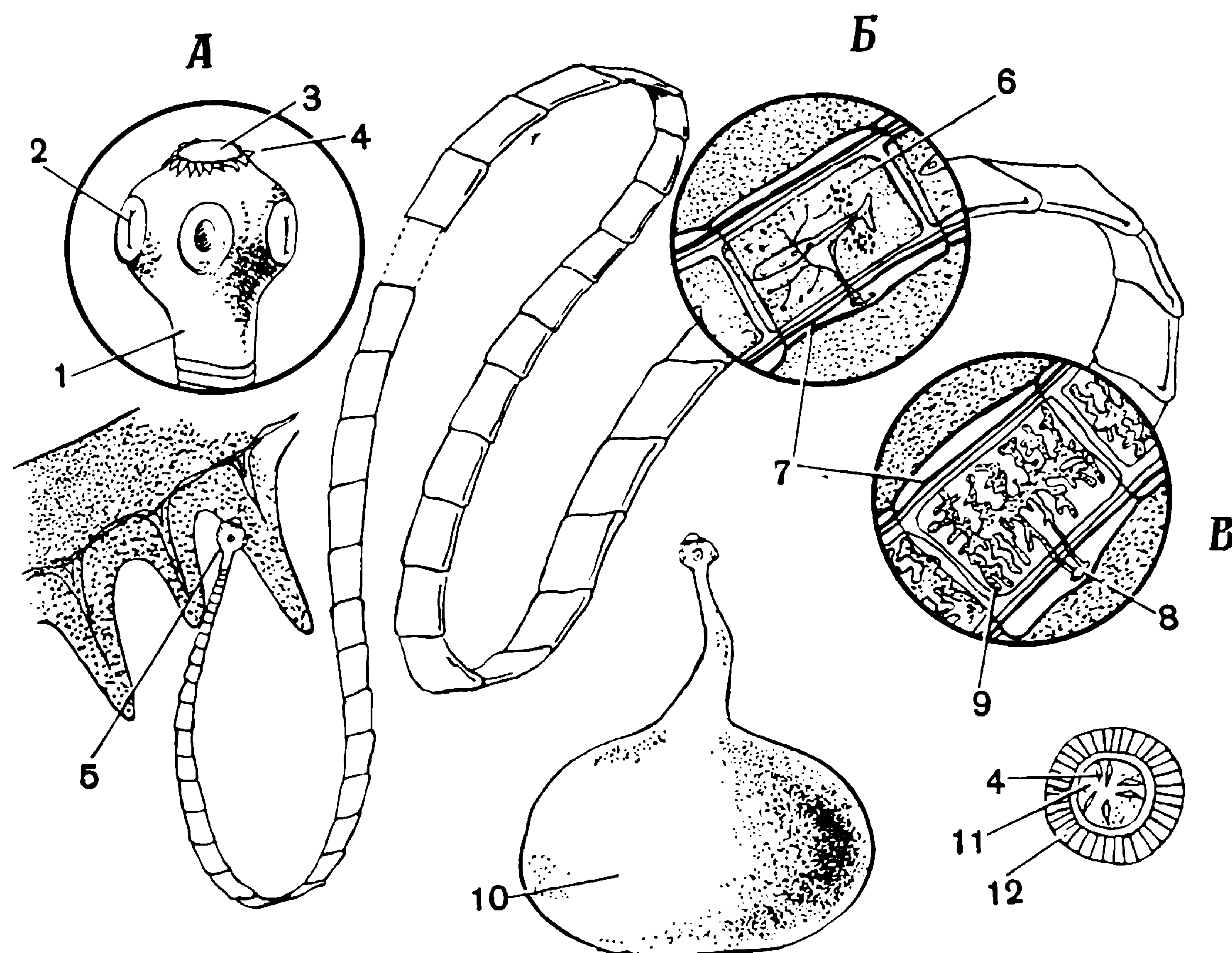


Рис. 231. Свиной солитер *Taenia solium*.

В кружках изображены: головка (А), незрелый сегмент (Б) и зрелый сегмент (В). 1 — шейка; 2 — присоска; 3 — rostellum; 4 — крючья; 5 — головка, внедрившаяся в стенку кишки; 6 — яичник; 7 — нерв; 8 — половое отверстие; 9 — матка; 10 — стадия финны; 11 — яйцо; 12 — оболочка яйца.

к хозяину и плотный наружный покров — *кутикулу* — вместо ресничек. Органы пищеварения, выделения и координации примерно такие же, как и у других плоских червей, но органы размножения устроены чрезвычайно сложно. Среди сосальщиков паразитами человека являются кровяные двуустки, широко распространенные в Китае, Японии и Египте, и печеночные двуустки, встречающиеся в Китае и Японии. Оба эти паразита имеют сложные жизненные циклы, включающие ряд различных форм, чередование половых и бесполов поколений и паразитирование на одном или нескольких промежуточных хозяевах, таких, как брюхоногие моллюски и рыбы (рис. 230).

Ленточные черви — длинные, плоские, лентовидные животные; некоторые их виды во взрослом состоянии живут в кишечнике самых различных позвоночных, в том числе и у человека. Головной конец ленточного червя (рис. 231) снабжен присосками и часто несет расположенные кольцом крючья, при помощи которых паразит прикрепляется к слизистой кишечника. Позади головки находится зона роста, которая непрерывно образует путем почкования новые сегменты тела, называемые *проглоттидами*. Остальное тело состоит из цепи этих сегментов, которые не содержат почти ничего, кроме полного набора органов размножения. Ленточные черви не имеют ни рта, ни каких-либо следов пищеварительной системы; они питаются, всасывая переваренные вещества из кишечника хозяина.

Каждая проглоттида спаривается сама с собой или с соседней проглоттидой, наполняясь оплодотворенными яйцами (каждое в отдельной капсуле), а затем отрывается и выходит из кишечника хозяина наружу. Если оплодотворенное яйцо будет проглочено другим хозяином, то из его капсулы вылупится личинка, которая будет продолжать свое развитие. Большинство ленточных червей, для того чтобы завершить свой жизненный цикл, должно последовательно пройти через два или три вида хозяев.

178. СИСТЕМНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Немертины (Nemertini). Эта группа животных важна для нас только как одна из вех на пути эволюции, так как немертины — наиболее простые из современных животных, обладающих системами органов (рис. 232). Ни одна из немертин не является паразитом, поэтому они безвредны для человека и животных; ни один вид не имеет хозяйственного значения. Почти все они обитают в море, хотя неко-

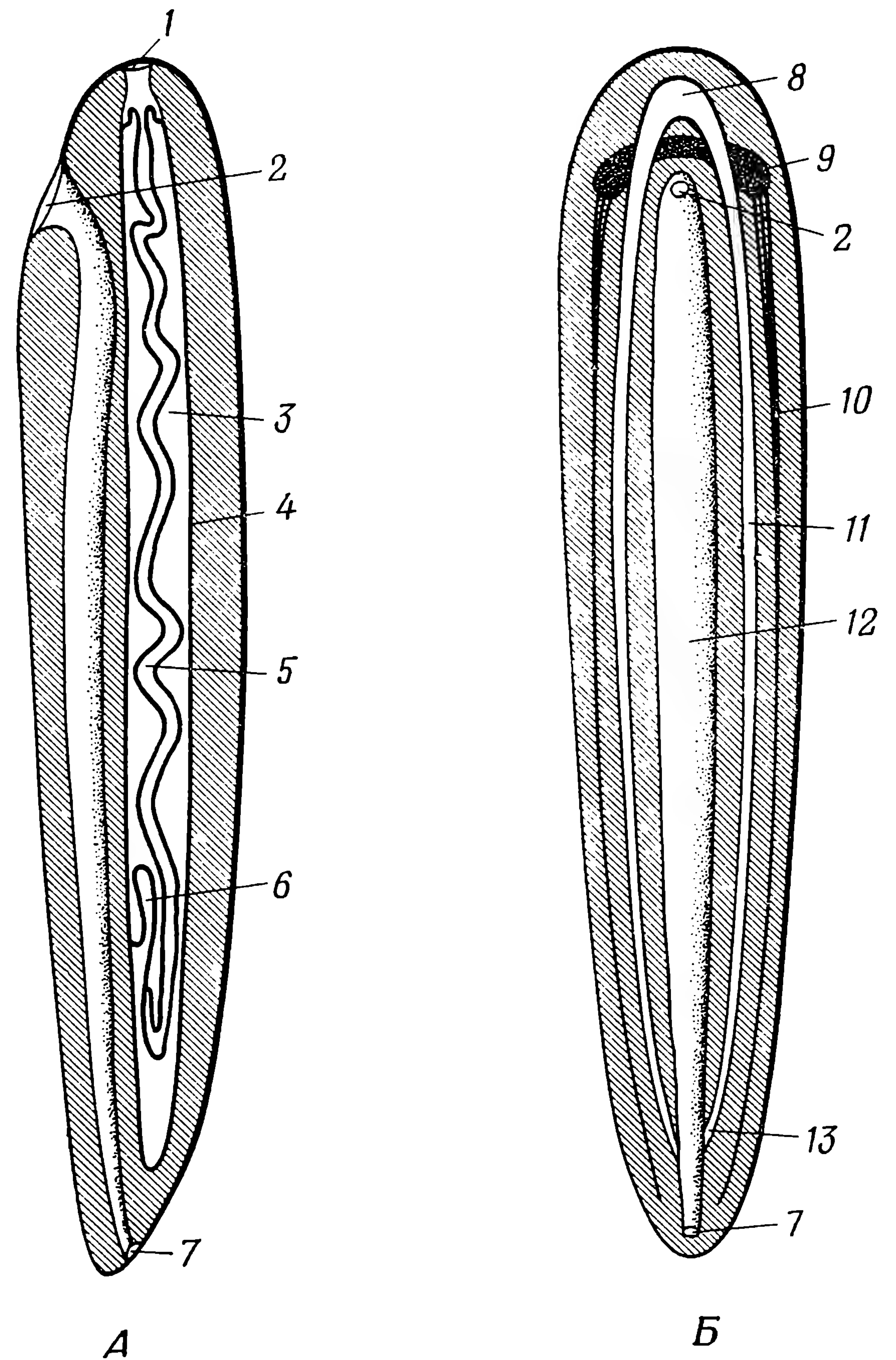


Рис. 232. Схема строения типичной немертины.

А. Вид сбоку. Б. Вид со спинной стороны. 1 — выводящая пора ринхоцеломы; 2 — ротовое отверстие; 3 — ринхоцелом (хоботковая полость); 4 — оболочка хоботка; 5 — хоботок; 6 — ретрактор хоботка; 7 — анальное отверстие; 8 — передняя лакуна; 9 — «головной мозг»; 10 — вентро-латеральная комиссура; 11 — боковой сосуд; 12 — пищеварительный тракт; 13 — задняя лакуна.

торые живут в пресной воде или влажной почве. Тело у них вытянутое и тонкое, цилиндрическое или уплощенное, длиной от нескольких миллиметров до 5 и даже 8 метров. Некоторые немертины имеют яркую оранжевую, красную или зеленую окраску с черными или цветными полосами. Их самый замечательный орган — *хоботок*; это длинная полая мышечная трубка, выдвигающаяся из переднего конца тела и используемая для схватывания пищи. Хоботок выделяет слизь, что помогает немертине ловить и удерживать добычу. У некоторых видов на конце хоботка имеется твердое острие, у основания которого расположена железа, выделяющая яд. Хоботок выталкивается наружу благодаря давлению, оказываемому окружающими мышечными стенками на внутреннюю жидкость; специальная мышца, находящаяся внутри хоботка, втягивает его обратно.

Важный прогресс, достигнутый немертинами, состоит, во-первых, в наличии полного пищеварительного тракта с ротовым отверстием для принятия пищи на одном конце тела, с пищеводом, кишечником и с анальным отверстием для выделения экскрементов — на другом конце. Этим немертины отличаются от кишечнополостных и планарий, у которых поступление пищи в организм и выведение экскрементов происходят через одно и то же отверстие. Вода и продукты обмена у немертин удаляются из организма, как и у плоских червей, при помощи протонефридиев.

Вторая прогрессивная черта немертин — разделение пищеварительной и циркуляционной функций. Это самые примитивные организмы, обладающие обособленной, хотя и зачаточной, замкнутой системой кровообращения; эта система состоит всего из трех мышечных трубок — кровеносных сосудов, идущих вдоль тела и соединенных поперечными сосудами. Удивительно, что у столь примитивных организмов есть красные кровяные клетки, содержащие *гемоглобин* — тот самый красный пигмент, который служит переносчиком кислорода и в крови человека. Немертины не имеют сердца, и движение крови в сосудах вызывается движениями тела и сокращениями мышечных стенок сосудов. Нервная система у них развита лучше, чем у плоских червей; на переднем конце тела имеется «головной мозг»¹, который состоит из двух групп нервных клеток (двух ганглиев), соединенных нервным кольцом, охватывающим влагалище хоботка; два нервных тяжа отходят от «мозга» назад.

Круглые черви (Nematoda). Тип нематод, или круглых червей, содержит очень много видов (около 8000), поразительно сходных между собой по общему строению тела. Некоторые из них живут в море, другие — в пресной воде, в почве или в других животных или растениях в качестве паразитов. Около 50 видов — паразиты человека; из них наибольший вред здоровью наносят *свайник*, *аскарида* (рис. 233), *трихины* (рис. 234), *филярии* и *ришта*. Исследовав под микроскопом горсть земли, взятой почти в любом месте нашей планеты, мы обнаружим крошечных белых червячков, то и дело сворачивающихся в кольцо. Их удлиненные цилиндрические тела, заостренные на обоих концах, покрыты слоем плотной кутикулы. Одна из особенностей анатомии круглых червей — наличие между стенкой тела и кишкой *первич-*

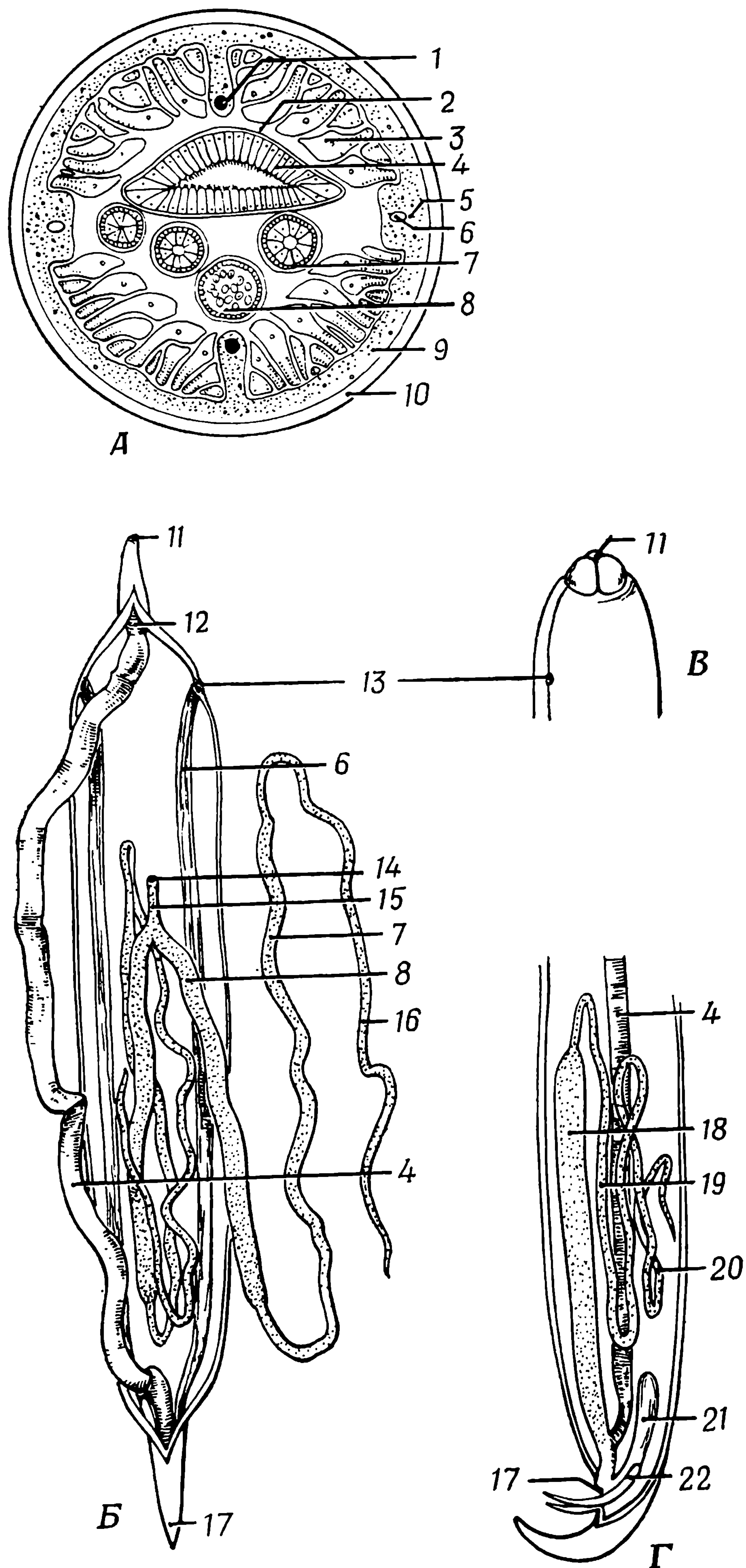


Рис. 233. Схема строения типичной паразитической нематоды *Ascaris lumbricoides*.

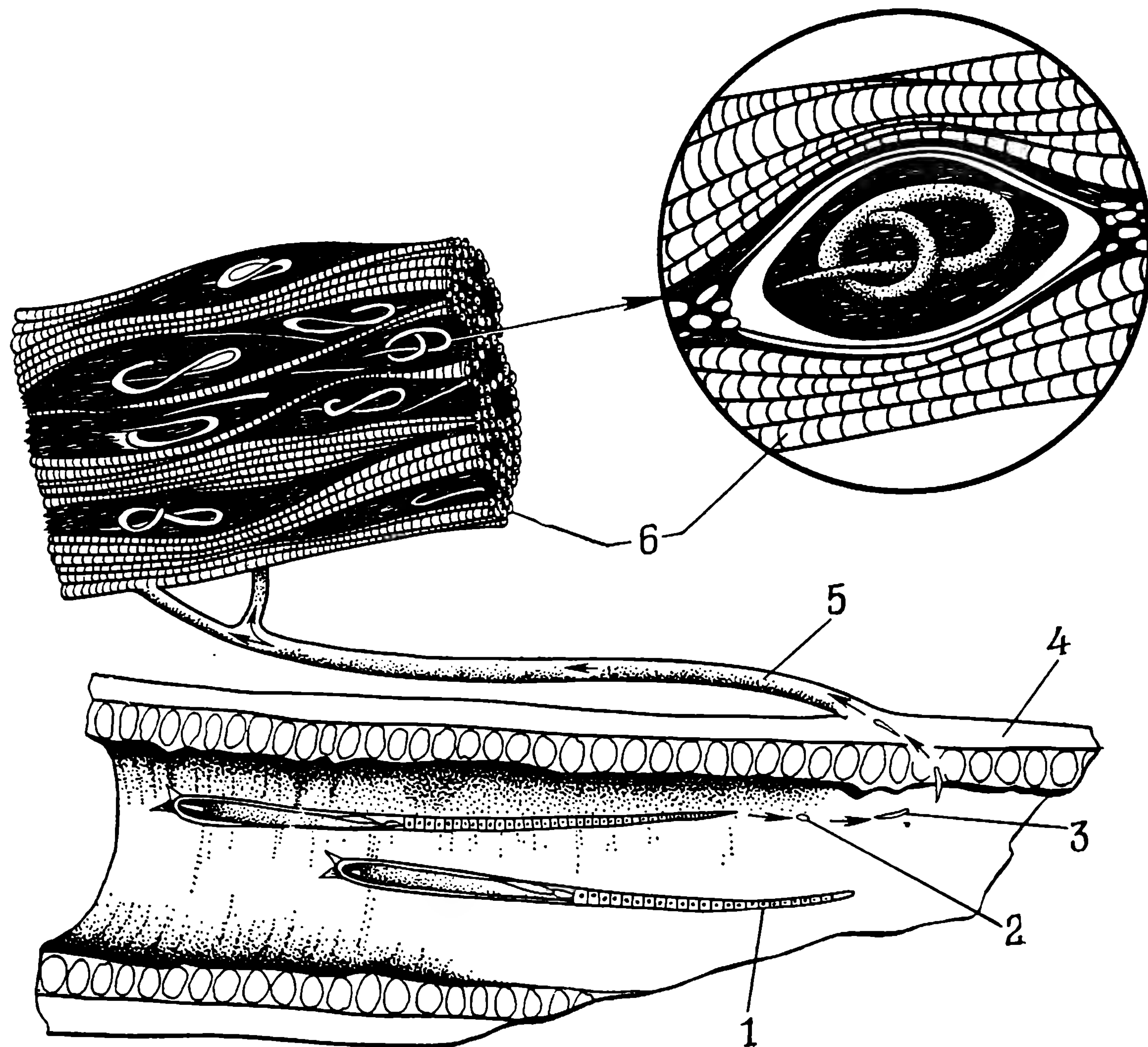
А. Поперечный разрез. Б. Внутреннее строение тела самки. В. Передний конец тела самца. Г. Задний конец тела самца. 1 — нервный тяж; 2 — псевдоцель; 3 — мышца; 4 — кишка; 5 — боковая линия; 6 — выделительный проток; 7 — яйцевод; 8 — матка; 9 — эпидермис; 10 — кутикула; 11 — ротовое отверстие; 12 — глотка; 13 — выделительные поры; 14 — половое отверстие; 15 — влагалище; 16 — яичник; 17 — анальное отверстие; 18 — семенной пузырек; 19 — семеизвергательный канал; 20 — семенник; 21 — мешок спикулы; 22 — спикулы.

ной полости тела, или *псевдоцелома*. Это производное эмбрионального бластоцеля, расположенное между энтодермой и мезодермой. (Истинный целом — это полость тела, заклады-

¹ «Головным мозгом» несколько произвольно называют скопление нервных клеток у переднего конца нервного тяжа. Не следует думать, что у низших животных возможно что-либо похожее на процессы мышления.

Рис. 234. Жизненный цикл круглого червя *Trichinella spiralis*, вызывающего трихиноз.

Если какое-либо животное (или человек) съест свинину, зараженную трихинами, личинки паразита освобождаются и быстро растут в кишечнике, превращаясь в зрелых червей. У оплодотворенных самок рождаются крошечные личинки, которые проникают в кровеносные сосуды хозяина и переносятся с кровью в мышцы, где инкапсулируются (показано в кружке справа в сильно увеличенном виде). При поедании мяса животного следующим хозяином цикл повторяется. Свиньи обычно заражаются, поедая зараженных крыс или остатки трихинозной свинины. 1 — взрослый червь; 2 — яйцо; 3 — личинка; 4 — стенки кишки; 5 — вена; 6 — мышца.



вающаяся в мезодерме и выстланная плоским эпителием мезодермального происхождения.) В отличие от немуртин, у которых весь наружный эпителий и вся выстилка пищеварительного тракта покрыты ресничками, у нематод никогда не бывает никаких ресничек. Нематоды не имеют кольцевых мышечных волокон, а только продольные; они могут только сгибаться и плавают плохо, несмотря на энергичные сгибательные и разгибательные движения.

С появлением в процессе эволюции животных с полной пищеварительной системой, замкнутой системой кровообращения и нервной системой, состоящей из «головного мозга» и нервных тяжей (все эти черты мы находим у немуртин), сложились все основные элементы анатомии высших животных. Немуртины не были прямыми предками высших форм; принято считать, что они сходны с неким исчезнувшим общим предком, от которого произошли и современные немуртины, и высшие животные. В дальнейшем эволюция шла по многим различным направлениям, так что более высокоорганизованных животных нельзя расположить в один ряд последовательно усложняющихся форм. Одна из главных ветвей эволюции привела к позвоночным, другая — к насекомым и прочим членистоногим, третья — к моллюскам.

Коловратки (Rotifera). Коловратки — одна из малоизвестных групп животных. Эти вод-

ные микроскопические черви несколько не крупнее многих простейших, однако они имеют многоклеточное тело с полным пищеварительным трактом, с выделительной системой, состоящей из протонефридиев и мочевого пузыря, с нервной системой, «головным мозгом» и органами чувств и, наконец, с характерным венчиком ресничек на головном конце тела; этот венчик создает впечатление быстро вращающегося колеса (рис. 235).

Коловратки и брюхоресничные (Gastrotricha, см. ниже) интересны тем, что у них каждая особь того или иного вида состоит из строго определенного числа клеток; даже число клеток в каждой части тела строго фиксировано, и эти клетки расположены вполне определенным характерным образом. К концу эмбрионального развития деление клеток прекращается, и вызвать его уже нельзя; рост и регенерация невозможны. Что лежит в основе различия между такими клетками, неспособными к делению, и делящимися клетками других животных, неизвестно; это остается одной из биологических загадок.

Брюхоресничные (Gastrotricha). Это еще один тип водных микроскопических червей, которые во многих отношениях похожи на коловраток, но лишены венчика ресничек. Брюхоресничные быстро плавают за счет движений двух продольных полос ресничек на брюшной поверхности

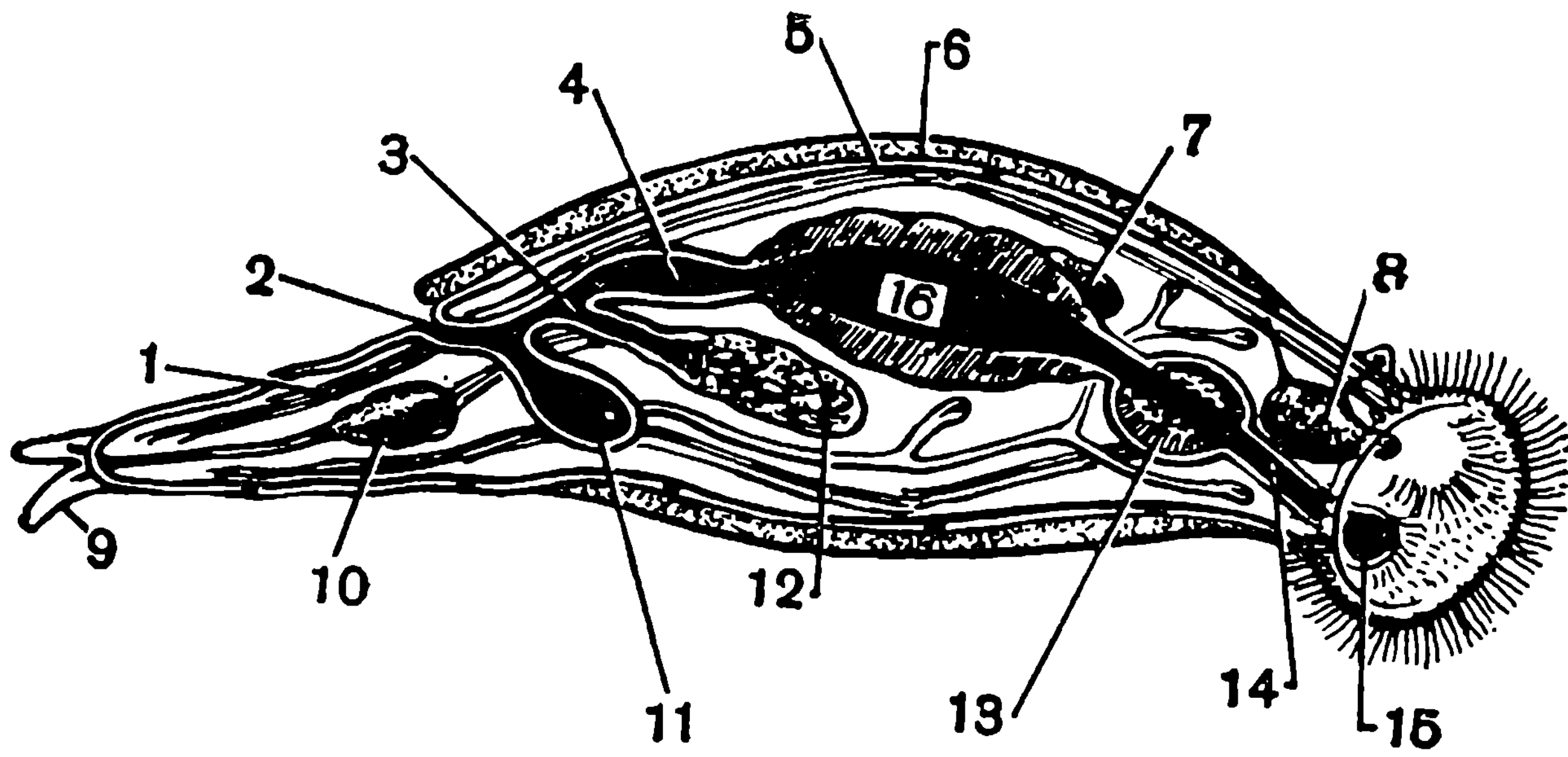


Рис. 235. Схема строения коловратки (сагиттальный разрез).

1 — мышечные волокна; 2 — анальное отверстие; 3 — яйцевод; 4 — кишка; 5 — эпидермис; 6 — панцирь; 7 — пищеварительная железа; 8 — ганглий; 9 — «нога»; 10 — цементная железа; 11 — пульсирующий пузырек; 12 — яичник; 13 — «челюсти» жевательного аппарата; 14 — глотка; 15 — рот; 16 — желудок.

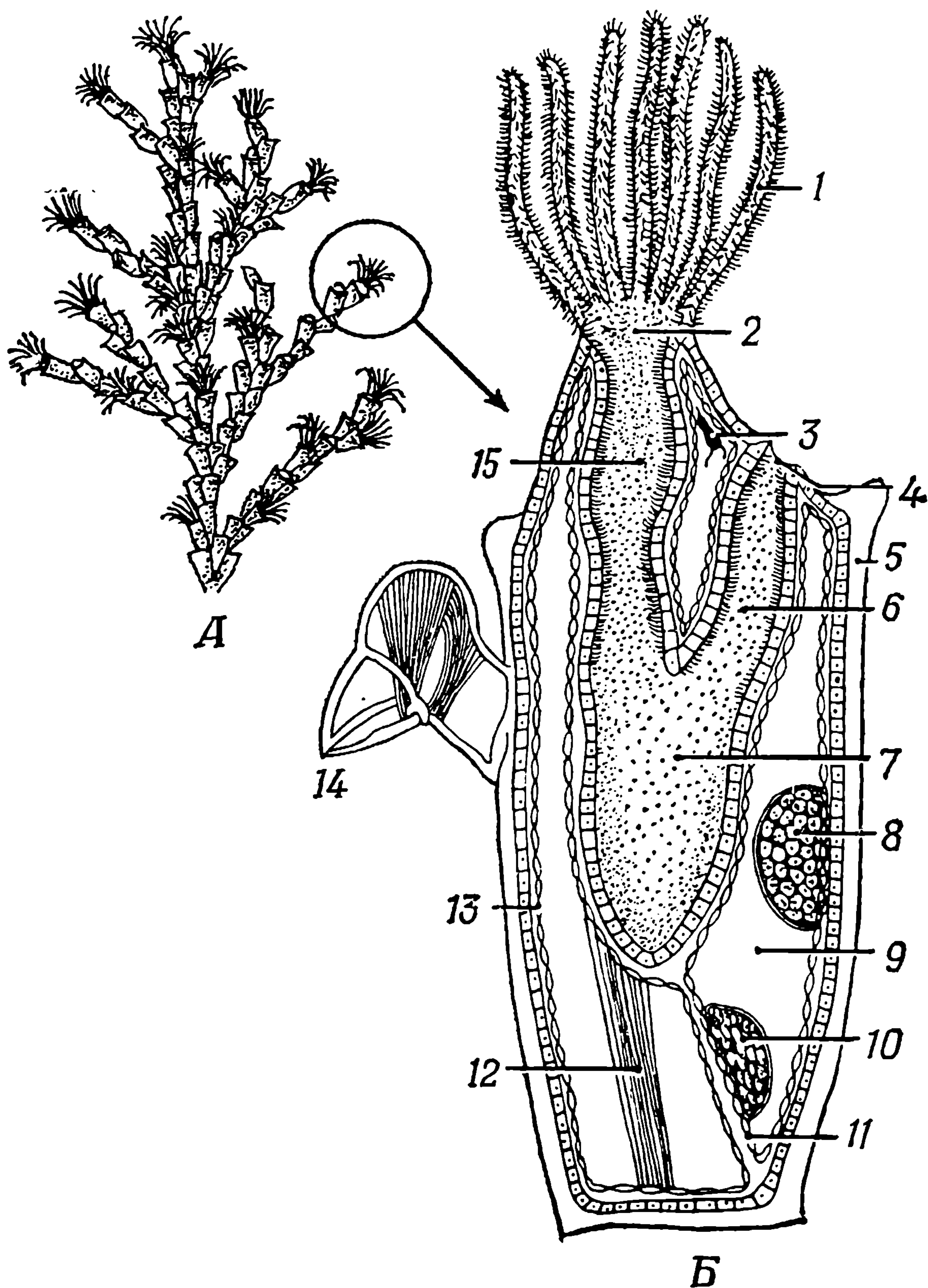


Рис. 236. *Bugula* — колоннальная мшанка из группы Ectoprocta.

А. Общий вид. Б. Схема продольного разреза. 1 — щупальца, снабженные ресничками; 2 — рот; 3 — нервный ганглий; 4 — анальное отверстие; 5 — кутикула; 6 — кишка; 7 — желудок; 8 — яичник; 9 — целом; 10 — семенник; 11 — канатик; 12 — мышца; 13 — мезодермальная выстилка целома; 14 — авикулярия; 15 — глотка.

тела. Пресноводные брюхоресничные интересны тем, что популяции их состоят, по-видимому, исключительно из самок, размножающихся пар-

теногенетически; ни одного самца среди этих форм найдено не было.

Мшанки (Bryzoa). Мшанки живут колониями, внешне напоминающими колонии кишечно-полостных (рис. 236). Красивые сильно разветвленные колонии некоторых видов можно принять за водоросли; колонии других видов выглядят как тонкие, кружевные инкрустации на камне. Каждая особь выделяет вокруг себя защитный «домик» в форме вазы из углекислого кальция или из роговидного белкового вещества; в этот домик она может прятаться, когда грозит опасность. Рот животного снабжен кольцевым или подковообразным гребешком — *лофофором*, несущим ряд щупалец, покрытых ресничками. Приспособлением к жизни «в вазе» служит U-образная пищеварительная трубка. У одной группы мшанок, Ectoprocta, анальное отверстие лежит посреди кольца щупалец, а полость тела представляет собой псевдоцелом. У другой группы, Entoprocta, анальное отверстие находится снаружи от кольца щупалец, полость тела представляет собой истинный целом, а выделительная система отсутствует. В обеих группах новые члены колонии возникают, отпочковываясь от старых, а новые колонии образуются в результате полового размножения, приуроченного к определенному сезону.

В колонии мшанок из группы Ectoprocta имеются специализированные особи — *авикулярии*, названные так потому, что некоторые из них напоминают по форме голову птицы. Эти особи непрерывно движутся из стороны в сторону; при этом специальные мышцы приводят в действие особый орган, имеющий форму нижней части птичьего клюва, который непрерывно раскрывается и захлопывается. Функция авикулярий состоит не в том, чтобы схватывать пищу — это делают другие члены колонии, — а в том, чтобы отгонять мелких животных, не давая им поселиться на колонии. Эволюционные отношения обеих групп мшанок (Ectoprocta и Entoprocta) неясны.

Плеченогие (Brachiopoda). Для представителей этого типа тоже характерно наличие лофофора. Внешне они напоминают двустворчатых моллюсков: они тоже имеют раковину (обычно известковую) с двумя створками, которые могут раскрываться и закрываться при помощи мышц. Но в отличие от раковины моллюсков, створки которой расположены с правой и левой сторон тела, раковина плеченогого имеет верхнюю и нижнюю створки, причем нижняя прикрепляется к камню или другому предмету прочной мышечной ножкой. Все плеченогие живут в море. Хотя ныне этот чрезвы-

чайно древний тип представлен всего лишь 200 видами, некогда их было больше 7000. Благодаря своей древности и хорошо сохранившимся твердым раковинам ископаемые плеченогие очень полезны геологам при определении возраста горных пород. Ископаемые формы, найденные в отложениях возрастом свыше 500 млн. лет, чрезвычайно похожи на плеченогих, живущих в наши дни. Род *Lingula* представлен как ископаемыми, так и ныне живущими формами; это самый древний среди известных родов, имеющих представителей в современной фауне.

179. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К ЖИЗНИ НА СУШЕ

Для всех «высших» беспозвоночных — кольчатых червей, членистоногих, моллюсков и иглокожих — характерны отдельные ротовое и анальное отверстия, мускулистый кишечный тракт, хорошо развитая кровеносная система и настоящий *целом* — вторичная полость тела, закладывающаяся внутри мезодермы и выстланная плоским эпителием. Целом закладывается в процессе развития либо в виде щели в первоначально сплошной массе мезодермы (у моллюсков, кольчатых червей и членистоногих), либо в виде карманов, отшнуровывающихся от полоски кишки (у иглокожих и хордовых), однако имеются значительные отклонения от этих общих правил.

Из названных четырех типов высших беспозвоночных только членистоногие завоевали сушу. Правда, дождевой червь — тоже наземное животное, но большинство кольчатых червей живет в море; есть несколько наземных видов среди брюхоногих, но большинство моллюсков — морские животные; в море живут и все иглокожие. Из пяти классов членистоногих один — ракообразные (крабы, омары и т. п.) — представлен главным образом морскими формами, но остальные четыре класса — насекомые, паукообразные, губоногие и двупарноногие — это главным образом наземные виды. Судя по ископаемым находкам, первыми наземными животными, дышавшими воздухом, были паукообразные, похожие на скорпионов, которые вышли на сушу в силуре, примерно 410 млн. лет назад. Первые наземные позвоночные появились только во второй половине девона — примерно на 60 млн. лет позднее.

В процессе эволюционного приспособления к жизни на суше животные, так же как и растения (гл. XIII), должны были разрешить ряд проблем, возникающих при жизни вне водной среды. Главная проблема, стоящая перед всеми наземными организмами, заключается в том,

чтобы избежать высыхания. Вторая проблема связана с размножением: водные организмы выделяют гаметы в воду, где происходит оплодотворение, и развивающиеся нежные эмбрионы защищены окружающей водой. У наземных растений при опылении генеративные ядра переносятся к яйцеклетке в отсутствие водной среды и развивающийся зародыш защищен тканями родительского гаметофита и покровами семени. Некоторые наземные животные, например амфибии, возвращаются для размножения в воду, и их молодые формы, т. е. личинки, развиваются в воде. У дождевых червей, насекомых, брюхоногих моллюсков, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих сперма переносится из тела самца непосредственно в тело самки путем копуляции; сперматозоиды окружены водной средой семенной жидкостью. Оплодотворенное яйцо покрыто плотной защитной скорлупой, выделяемой вокруг него организмом самки, или же развивается в теле матери. Третья проблема — поддержание тяжести тела при отсутствии воды, которая создавала потерю веса, — не стоит слишком остро для мелких животных, например для дождевых червей, живущих под землей, но более крупным животным и тем, которые живут на поверхности земли, необходимы специальные опорные структуры — скелет. Членистоногие и моллюски выработали скелет, находящийся на поверхности тела, т. е. *наружный скелет*, а позвоночные — *внутренний скелет*. Наконец, сухопутные формы подвержены гораздо более резким колебаниям температуры, чем морские организмы, так как океан является как бы огромным термостатом. Зимняя и летняя температуры воды на больших глубинах различаются лишь на несколько градусов, и даже в небольшом озере колебания температуры не столь резки, как в воздухе над его поверхностью. Таким образом, наземным животным приходится выдерживать как гораздо более высокие, так и гораздо более низкие температуры, чем водным формам, и они не могли бы выжить, не выработав соответствующих приспособлений.

Если учесть все эти неблагоприятные моменты, то кажется невероятным, что наземные формы вообще могли возникнуть. Тем не менее одна из основных тенденций эволюции в том и состоит, что организмы становятся все более разнообразными и захватывают местообитания новых типов. Везде, где условия хоть сколько-нибудь пригодны для жизни, рано или поздно появится соответственным образом приспособленная форма жизни. Наземная среда не лишена, однако, и некоторых преимуществ. С появлением наземных растений суша оказалась

для первых животных средой, в которой есть обильная пища, нет хищников и мало конкурентов.

Прочный наружный скелет, выработавшийся у членистоногих и моллюсков, выполняет одновременно несколько функций: он обеспечивает жесткость, благодаря которой тело выдерживает силу тяжести; он служит местом прикрепления мышц, предохраняет организм от высыхания и, наподобие брони, защищает животное от хищников. Таким образом, развитие наружного скелета разрешило многие из проблем, связанных с жизнью на суше.

180. КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (Annelides)

Одно из наиболее известных беспозвоночных — дождевой червь, представитель типа *кольчатых червей*, или Annelides (рис. 237). Этим названием они обязаны тому, что их тело состоит из ряда колец, или *сегментов* (члеников). Сегментированы как внутренние органы, так и стенки тела, так что животное состоит примерно из сотни более или менее сходных единиц, каждая из которых содержит по одному или по паре органов каждой системы. Членики отделены друг от друга поперечными перегородками — *септами*. В этом развитии сегментации и состоит основное эволюционное достижение дождевых червей по сравнению с низшими формами, так как каждый сегмент представляет собой единицу, которая может быть специализирована для выполнения определенной функции. Таким образом, разделение тела на сегменты как бы повторяет (в более крупном масштабе) первоначальное разделение тела животного на клетки, создающее возможность местной специализации. У дождевого червя почти все членики сходны между собой, но у многих других сегментированных животных — членистоногих и хордовых — специализация сегментов достигает такой степени,

что сама сегментация становится трудноразличимой.

Дождевой червь защищен от высыхания тонкой прозрачной кутикулой, выделяемой клетками эпидермиса. Железистые клетки эпидермиса выделяют слизь, образующую добавочный защитный слой. Стенка тела содержит наружный слой продольных мышц. Каждый членик, кроме первого, несет по четыре пары *щетинок*, снабженных небольшими мышцами, которые могут втягивать и выдвигать щетинку и изменять угол ее наклона. Дождевой червь передвигается, вытягивая тело путем сокращения кольцевых мышц, зацепляясь щетинками за грунт или за стенки подземного хода и подтягивая затем задний конец тела вперед путем сокращения продольных мышц, так что тело извивается волнообразно.

У кольчатых червей имеется обширный и хорошо развитый истинный целом; все тело состоит как бы из двух трубок, вложенных одна в другую. Наружная трубка — это стенка тела, а внутренняя — стенка пищеварительного тракта. Целом наполнен жидкостью, которая омывает внутренние органы и служит посредником между кровеносной системой и отдельными клетками тела при переносе газов, питательных веществ и продуктов обмена.

Пищеварительная система у дождевого червя обладает рядом прогрессивных особенностей по сравнению с немуртинами: имеются мускулистая *глотка* для заглатывания пищи, пищевод и желудок, состоящий из двух частей — тонкостенного *зоба*, где пища сохраняется, и лежащего за ним *мышечного желудка* с толстыми мышечными стенками, где она измельчается. Остальная часть пищеварительного тракта представляет собой длинную, прямую кишку, в которой происходит переваривание и всасывание; кишка заканчивается анальным отверстием, открывающимся наружу на заднем конце тела.

1

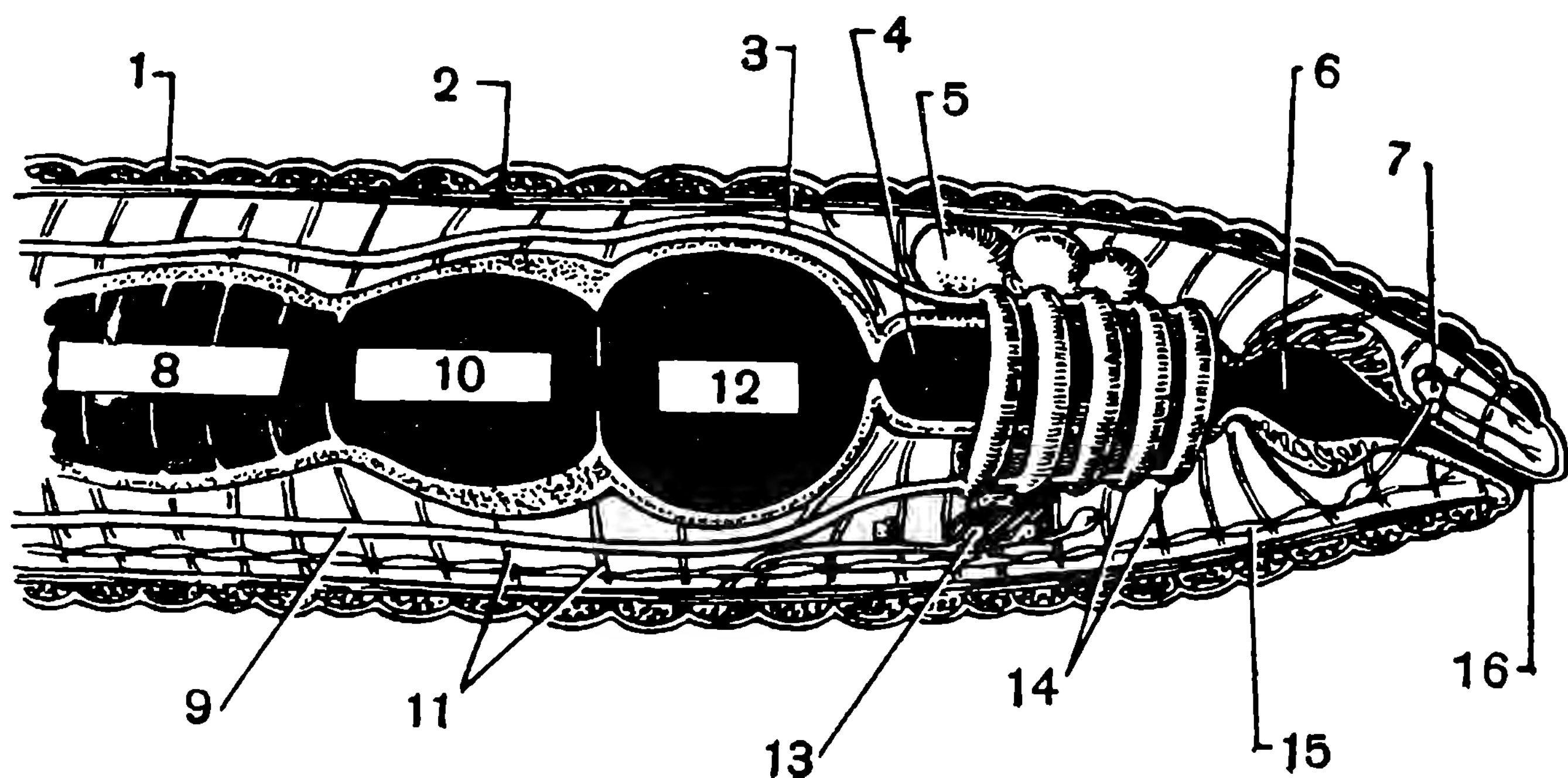


Рис. 237. Схема строения (продольный разрез) передней части тела дождевого червя.

1 — кольцевые мышцы; 2 — продольные мышцы; 3 — спинной сосуд; 4 — пищевод; 5 — семенные пузырьки; 6 — глотка; 7 — «мозг»; 8 — кишечник; 9 — брюшной сосуд; 10 — второй желудок; 11 — септы; 12 — зоб; 13 — семенеприемники; 14 — сердце; 15 — первичная цепочка; 16 — рот.

Кровеносная система тоже более сложна и более эффективна, чем у примитивных немертин. У дождевого червя она состоит из двух главных сосудов. Один — спинной сосуд, лежащий непосредственно над пищеварительным трактом, — собирает кровь из многочисленных сегментарных сосудов; он сокращается и проталкивает кровь по направлению к голове. Другой — брюшной сосуд, по которому кровь течет назад, — лежит под пищеварительным трактом и распределяет кровь между различными органами. В области пищевода спинной и брюшной сосуды соединены между собой пятью парами мышечных трубок, называемых «сердцами», которые нагнетают кровь в брюшной сосуд. Кроме того, имеются более мелкие боковые и брюшные разветвления сосудов, а также тончайшие капилляры во всех органах и в стенке тела.

Выделительная система представлена парными органами, имеющимися почти во всех сегментах тела. Каждый такой орган, называемый *метанефридием*, состоит из снабженной ресничками воронки, открывающейся в целомическую полость предыдущего сегмента и соединенной каналцем с наружной поверхностью тела. Продукты обмена удаляются из целомической полости отчасти благодаря биению ресничек, а отчасти в результате течений, создаваемых сокращениями мышц стенки тела. Каналец выделительного органа окружен сетью капилляров, так что продукты обмена удаляются не только из целомической полости, но и из крови. Метанефридии, открытые на обоих концах, существенно отличаются от протонефридиев низших беспозвоночных — слепых трубочек, открывающихся только наружу. Хотя у взрослых форм высших беспозвоночных обычно имеются метанефридии, у их личинок выделительными органами служат чаще всего протонефридии, снабженные в типичном случае одним длинным жгутиком вместо пучка ресничек. Это согласуется с теорией о происхождении высших беспозвоночных от низших.

Дождевые черви (и все малощетинковые черви) — *гермафродиты*, т. е. у каждой особи имеются и мужские и женские половые органы. В 10-м и 11-м сегментах тела имеется по паре *семенников*, расположенных в обособленных целомических полостях, и резервуары для спермы. Эти резервуары образуют три пары крупных боковых карманов — семенных пузырьков (рис. 237), заходящих в сегменты 9, 10 и 11. Сперма, образующаяся в семенниках, хранится в вышеупомянутых полостях и семенных пузырьках. Из этих полостей она собирается в две пары *воронок семевыносящих ка-*

налов и поступает по *семенпроводам* к *мужским половым порам*, расположенным на брюшной стороне 15-го сегмента.

Единственная пара очень маленьких яичников, лежащих в 13-м сегменте, выделяет яйца в целомическую полость. Они собираются через *воронки яйцеводов* в короткие *яйцеводы*, которые открываются в *женские половые поры*, лежащие на брюшной стороне 14-го сегмента. Сперма, полученная при копуляции, сохраняется в *семяприемниках*, расположенных в 9-м и 10-м сегментах.

При копуляции головные концы червей направлены в противоположные стороны; черви прижимаются друг к другу брюшными поверхностями (рис. 238) и склеиваются густым слизистым секретом *пояска* (утолщенный участок эпидермиса на 32—37-м сегментах). При этом пояска одного червя лежит против семяприемников второго червя; сперма одной особи проходит позади ее пояска в семяприемники другой, где она и хранится. Затем черви разделяются, и пояска выделяет пленчатую *муфту* с белковой жидкостью. Червь как бы снимает эту муфту через голову, и, когда муфта проходит мимо женских половых пор, в нее откладываются яйца, а когда она проходит мимо семяприемников, в нее добавляется сперма. После того как муфта соскользнет с головы червя, отверстия ее сжимаются и образуется веретеновидный кокон; внутри кокона из яиц развиваются крошечные червячки. Весь этот сложный процесс представляет собой приспособление к наземной жизни.

Нервная система кольцецов также более совершенна, чем у немертин. Она состоит из большого двулопастного скопления нервных клеток, расположенного в 3-м сегменте, непосредственно над глоткой, и еще одного ганглия, лежащего непосредственно под глоткой в 4-м сегменте. Оба ганглия соединены окологлоточным нервным кольцом. От нижнего ганглия отходит нервная цепочка (собственно, два тесно соединенных нервных тяжа), идущая вдоль всего тела под пищеварительным трактом. В каждом сегменте нервная цепочка образует вздутие — *сегментарный ганглий*, от которого отходят боковые нервы к мышцам и органам данного сегмента. Сегментарные ганглии координируют сокращение мышц стенки тела, и благодаря этому червь может ползти. В нервной цепочке имеется несколько «*гигантских аксонов*», передающих импульсы быстрее, чем обычные волокна. Когда животному грозит опасность, эти аксоны заставляют мышцы сокращаться и втягивают червя обратно в его подземный ход. Живя под землей, дождевой

червь не имеет хорошо развитых органов чувств, но некоторые из его родичей, обитающих в море, например *Nereis*, имеют две пары глаз и органы, чувствительные к прикосновению и к химическим веществам, находящимся в воде. Активностью дождевого червя управляют два ганглия: «головной мозг» (над глоткой) и *подглоточный ганглий*. Удаление «головного мозга» повышает физическую активность, а удаление подглоточного ганглия ведет к прекращению всех самопроизвольных движений. Это указывает на функциональную специализацию отделов нервной системы: «головной мозг» частично служит *тормозящим центром*, а подглоточный ганглий — *стимулирующим центром*.

Дождевые черви — это не только наживка при рыбной ловле и пища для птиц. Они приносят огромную пользу человеку, разрыхляя почву. В результате их деятельности почва становится более пористой, что благоприятствует свободному проникновению в нее воздуха и воды, облегчая рост растений и увеличивая урожаи сельскохозяйственных культур. Роясь в земле, черви проглатывают кусочки почвы, измельчают их и выбрасывают затем на поверхность хорошо перемешанными с органическим веществом. «Обрабатываемое» таким способом количество грунта поразительно: Чарлз Дарвин подсчитал, что если бы распределить по всей поверхности суши почву, перепашиваемую дождевыми червями за каждые 10 лет, то получился бы слой толщиной 5 см.

Тип кольчатых червей содержит около 10 000 видов и делится на четыре класса. Один из них — класс *многощетинковых червей* (Polychaeta) — состоит из морских форм, которые свободно плавают в воде, роются в песке и иле около берега или живут в трубках, образующихся из выделений стенки тела. На каждом сегменте их тела имеется пара боковых выступов (*пароподий*), несущих по плотному пучку щетинок (рис. 239). Передний конец тела представляет собой хорошо развитую «голову», или *простомум*, несущую глаза, усики и пару боковых *щупиков*, или *пальп*. Большинство многощетинковых червей — хищники; все виды раздельнополы.

Яйца и сперма многощетинковых червей выделяются в морскую воду, где происходит оплодотворение. У многих видов в процессе эволюции выработались особенности поведения, обеспечивающие оплодотворение. Реагируя на определенные периодические явления в окружающей среде, почти все самцы или самки данного вида выделяют половые продукты одновременно. Это определяется сезонными циклами, связанными с изменениями температуры воды, длины дня и количества пищи; лунными циклами, связанными с изменением высоты приливов, силы течений, с зависимостью между временем прилива и временем суток, а также количеством света ночью; суточными циклами, с которыми связаны резкие изменения освещенности (днем и ночью). Девяносто процентов особей, образующих популяцию многоще-



Рис. 238. Два дождевых червя во время копуляции (фотография сделана ночью).

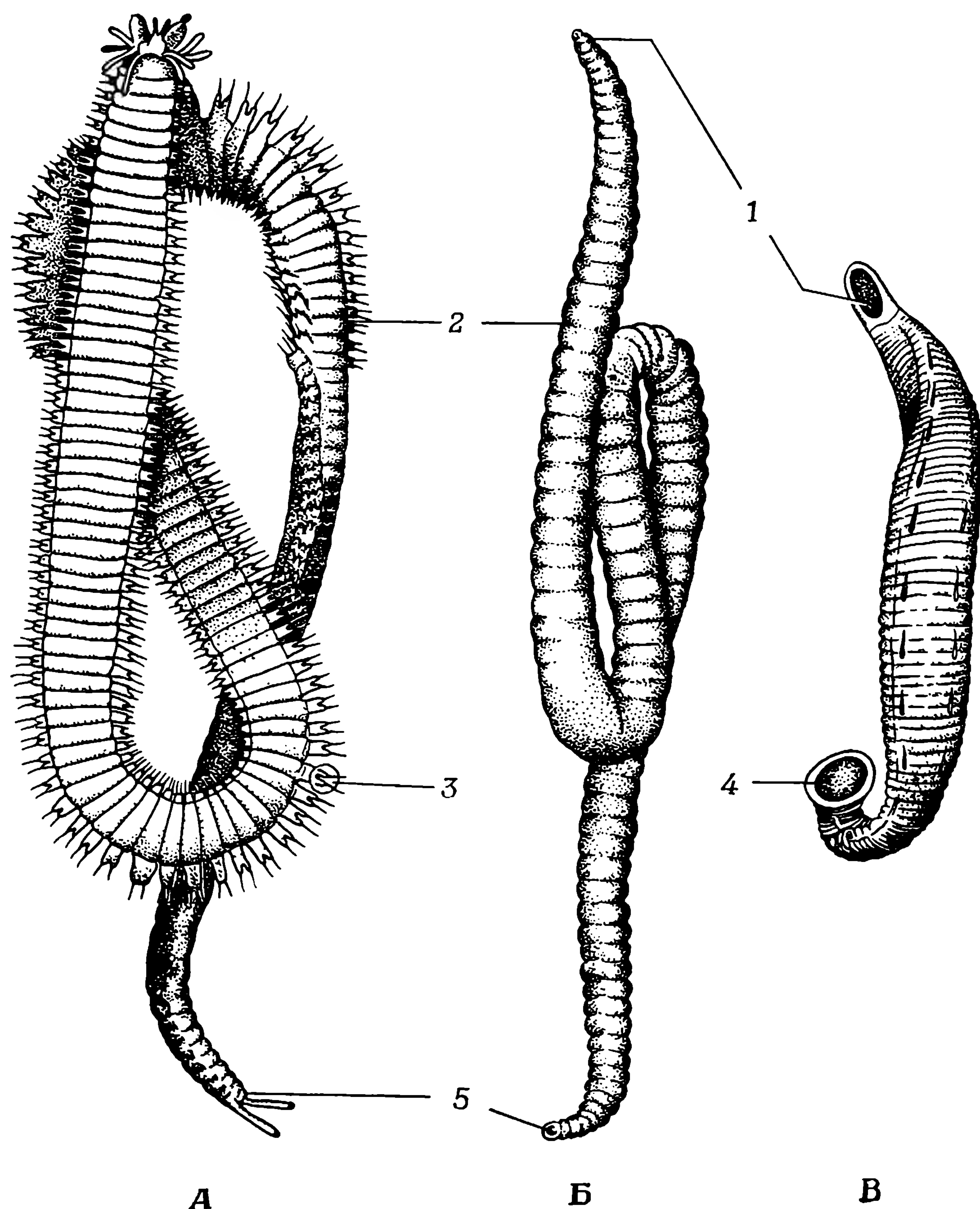


Рис. 239. Представители кольчатых червей.

А. *Nereis virens* (многощетинковые). Б. Дождевой червь (*Lumbricus terrestris*) (малощетинковые). В. Медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*) (пиявки). 1 — ротовое отверстие; 2 — хвосты; 3 — параподии; 4 — присоска; 5 — анальное отверстие.

тинкового червя *палоло*, который живет на коралловых рифах в южной части Тихого океана, выделяют сперму и яйца один раз в год; это происходит ночью в течение двух часов. В определении сроков размножения в данном случае участвуют все три фактора: сезонный ритм ограничивает размножение ноябрем, лунный ритм — тем днем, когда луна находится в последней четверти (т. е. приливы совсем слабые), и суточный ритм — несколькими часами после наступления полной темноты. Задняя половина червя *палоло*, заполненная половыми продуктами, отрывается от остальной части тела, всплывает на поверхность и в конце концов лопается, освобождая яйца и сперму, что обеспечивает возможность оплодотворения.

Представители класса *малощетинковых червей* (*Oligochaeta*), к которому принадлежит и дождевой червь, характеризуются, как показывает их название, малым числом щетинок на каждом сегменте. Они встречаются почти исключительно в пресной воде и во влажных местах на суше.

Класс *примитивных кольчатых червей* (*Archannelida*) представляет собой небольшую группу примитивных червей, не имеющих наружной сегментации и лишенных щетинок.

Класс *пиявок* (*Hirudinea*) содержит формы, снабженные крепкими мышечными присосками на переднем и заднем концах тела для прикрепления к животному, кровь которого они сосут (рис. 239). Большинство пиявок питается кровью позвоночных; пиявки прикрепляются к животному своими присосками, прогрызают его кожу и высасывают некоторое количество крови, которую они сохраняют в карманах пищеварительного тракта. В зобе пиявки имеются железы, выделяющие антикоагулянт (вещество, препятствующее свертыванию крови), что позволяет червю высосать достаточное количество крови. Благодаря способности запасать кровь на длительное время пиявки могут питаться редко. Так называемая *медицинская пиявка* — пресноводный червь длиной около 10 см, которого врачи применяли для кровопускания в те времена, когда в моде была гумо-

ральная теория болезней. Архианнелиды и полихеты, по-видимому, представляют одну ветвь эволюции кольчатых червей, а олигохеты и пиявки — другую. Для развития полихет и архианнелид характерна личиночная форма, называемая *трохофорой* (рис. 240), очень сходная с личинками моллюсков. Обычно считают, что кольчатые черви и членистоногие произош-

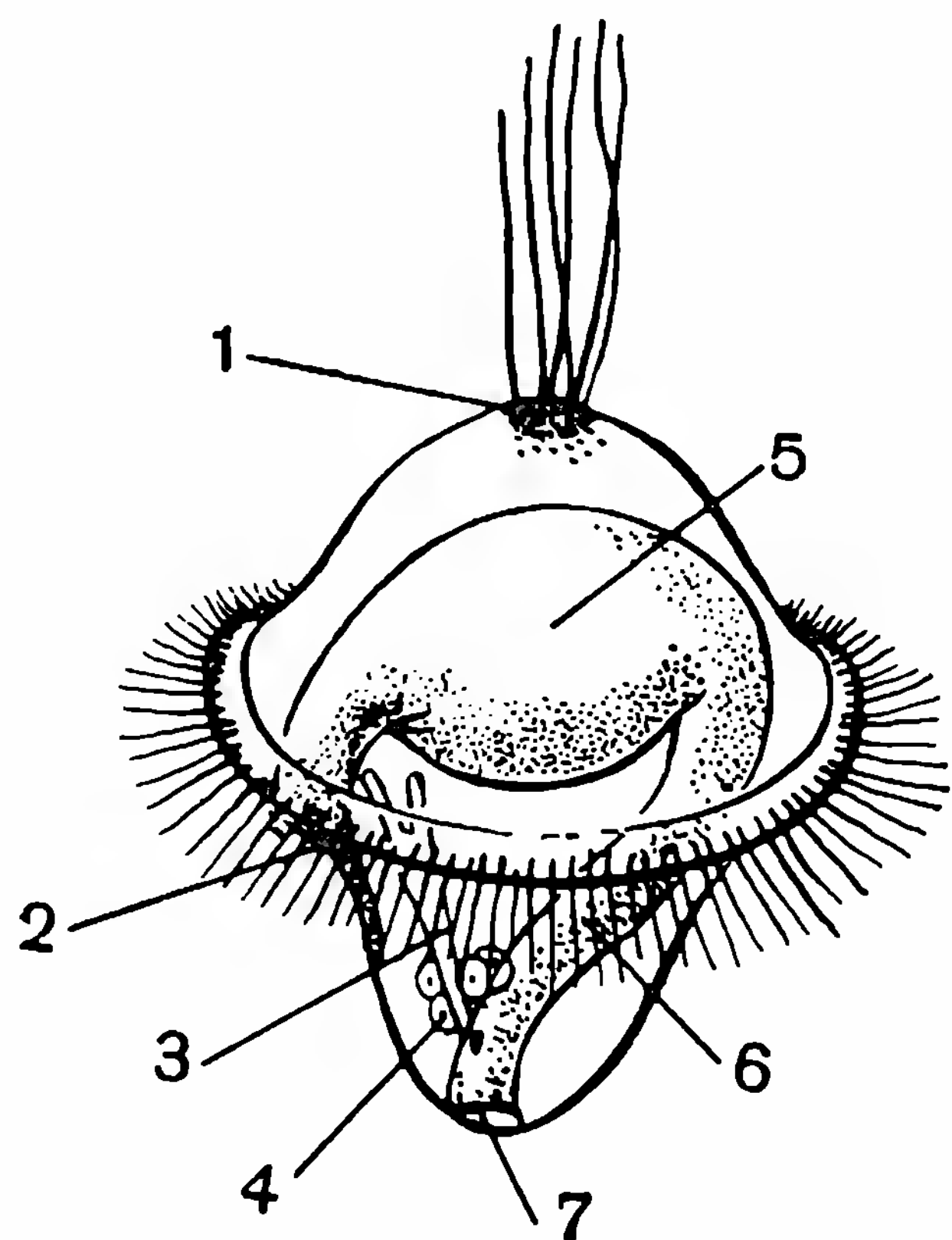


Рис. 240. Трохофора — личинка многощетинкового червя.

1 — апикальный орган; 2 — рот; 3 — нефридий; 4 — мезодермальные клетки; 5 — желудок; 6 — кишка; 7 — анальное отверстие.

ли от общего сегментированного предка; в пользу этой теории говорит существование интересного животного, называемого *Peripatus* (рис. 241) и живущего во влажных тропических лесах Африки, Австралии, Азии и Южной Америки. Это похожее на гусеницу существо длиной 5—7 см служит, по-видимому, связующим звеном между обоими типами. Однако полагают, что *Peripatus* — не предок современных членистоногих, а скорее мало изменившийся потомок первоначального общего предка кольчатых червей и членистоногих, так как в анатомии его смешаны признаки, характерные для тех и других. *Peripatus* имеет много парных ножек, каждая из которых несет на своем конце пару коготков. По строению выделительной, репродуктивной и нервной систем он близок к кольчатым червям, а по строению кровеносной системы — к членистоногим, с которыми его сближает и дыхательная система, состоящая из воздухоносных трубочек (трахей). Большинство зоологов выделяют *Peripatus* и близкие к нему формы в отдельный тип (*Onychophora*); другие относят все эти формы или к кольчатым червям, или к членистоногим.

Возможно, что *Peripatus* служит связующим звеном между кольчатыми червями и наземными членистоногими, но он совершенно не схо-



Рис. 241. Перипатус (тип *Onychophora*) — «недостающее звено» между кольчатыми червями и членистоногими.

ден с трилобитами. В 1930 году в кембрийских отложениях было найдено 11 хорошо сохранившихся ископаемых экземпляров морского животного, во многом похожего на *Peripatus* и получившего название *Aysheaia*. Вероятно, *Aysheaia* и *Peripatus* — это два представителя разнообразной и широко распространенной древней группы, у которой появились многие признаки членистоногих еще до того, как возникли сами членистоногие.

181. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (*Arthropoda*)

Этот тип животных, несомненно, представляет собой самую процветающую (в биологическом отношении) группу животных: они наиболее многочисленны (известно около 1 млн. видов, из которых около 800 тыс. — насекомые), населяют более разнообразные местообитания и питаются большим числом всевозможных видов пищи, чем представители любого другого типа. Название «членистоногие» эти животные получили за характерные для них парные членистые придатки. Эти придатки используются самым различным образом: как органы плавания, как ходильные конечности, как ротовые части или как вспомогательные

органы половой системы, служащие для переноса спермы. Для всех членистоногих характерно сегментированное тело, покрытое кутикулой — твердым наружным покровом, который выделяется лежащим под ним эпителием. Кутикула состоит из воскообразного водонепроницаемого наружного слоя, твердого среднего слоя и гибкого внутреннего слоя — *хитина* (полисахарида, построенного из остатков ацетилглюкозамина). В некоторых местах, например в сочленениях ног и на границах между сегментами тела, слой хитина тоньше, что позволяет кутикуле сгибаться. Такой покров защищает тело от излишней потери влаги и от нападения врагов и дает необходимую опору подлежащим мягким тканям. Но в некоторых отношениях хитин невыгоден: во-первых, он несколько ограничивает движения животного, а во-вторых, при росте членистоногому приходится периодически сбрасывать наружную оболочку и строить новую, более вместительную, так что животное на некоторое время оказывается без своего защитного покрова, а следовательно, становится уязвимым.

182. ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ТЕЛА ЧЛЕНИСТОНОГИХ

У большинства членистоногих тело делится на три отдела: *голову*, которая всегда образована 6 сегментами, *грудь* и *брюшко*, которые могут состоять из различного числа сегментов. В отличие от большинства кольчатых червей каждое членистоногое имеет строго определенное число сегментов, которое остается неизменным в течение всей его жизни. Возможные видоизменения в плане строения тела и в форме членистых придатков у разных видов членистоногих столь многочисленны и разнообразны, что почти не поддаются описанию. Нервная система у сравнительно примитивных форм сходна с нервной системой кольчатых червей; у высших же форм соседние ганглии обычно сливаются. У членистоногих есть разнообразные, хорошо развитые органы чувств: *сложные глаза*, как, например, фасеточные глаза насекомых; рецепторы усиков (антенн), чувствительные к прикосновению и к химическим раздражителям; органы слуха и, наконец, осязательные клетки, расположенные на поверхности тела.

Истинный целом невелик и занят главным образом органами размножения; основную полость тела представляет собой не целом, а *гемоцель*, составляющий часть системы кровообращения; в эту систему, помимо замкнутых сосудов, входят открытые пространства, имеющиеся во всех частях тела, и кровь, проходя

по этим пространствам, омывает все органы и ткани. Ближе к спинной поверхности тела находится орган, играющий роль насоса, — «сердце», которое гонит кровь по этим пространствам. Большинство водных членистоногих дышит при помощи жабр, наземные же формы обычно имеют систему тонких ветвящихся воздухоносных трубок, или *трахей*, доставляющих воздух к внутренним органам. Пищеварительная система обычно представляет собой простую трубку, похожую на пищеварительный тракт дождевого червя; эта трубка частично выстлана кутикулой, сходной с наружным покровом тела. У насекомых и некоторых других животных выделительная система состоит из трубочек, открывающихся в пищеварительный канал. Продукты обмена выводятся из организма с экскрементами через анальное отверстие.

183. КЛАССЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Самые примитивные из членистоногих — *трилобиты* (Trilobita) — составляют вымершую группу морских форм, процветавших в палеозое. Они вымерли примерно 225 млн. лет назад. По ископаемым остаткам описано около 3900 видов трилобитов; большая их часть обитала на дне моря, где они ползали по песку и илу или же зарывались в них. Длина тела трилобитов варьировала от 1 мм до почти 1 м, но в большинстве случаев составляла 3—10 см; уплощенное овальное тело разделялось на три отдела (рис. 242): *голову*, состоявшую из 4 слившихся сегментов и несущую пару антенн и пару сложных глаз; *туловище*, образованное различным числом сегментов, и *пигидий* (хвостовой щит) — из нескольких слившихся сегментов. Кроме того, две борозды, проходившие по всей длине тела, делили его на срединный (медиальный) и два боковых участка. Каждый сегмент тела был снабжен парой членистых придатков, разделенных на две ветви; внутренняя ветвь каждого из них использовалась в качестве ноги, а наружная служила жаброй.

По ископаемым остаткам удалось установить строение не только взрослых форм, но и различных стадий развития трилобитов. Они проходили три личиночные стадии, на каждой из которых происходило по несколько линек. При каждой линьке к телу добавлялись новые сегменты и строение его усложнялось. Ряд признаков объединяет трилобитов с ракообразными, а некоторые другие признаки — с паукообразными и мечехвостами.

Два класса многоножек — *губоногие* (Chilopoda) и *двупарноногие* (Diplopoda) — имеют

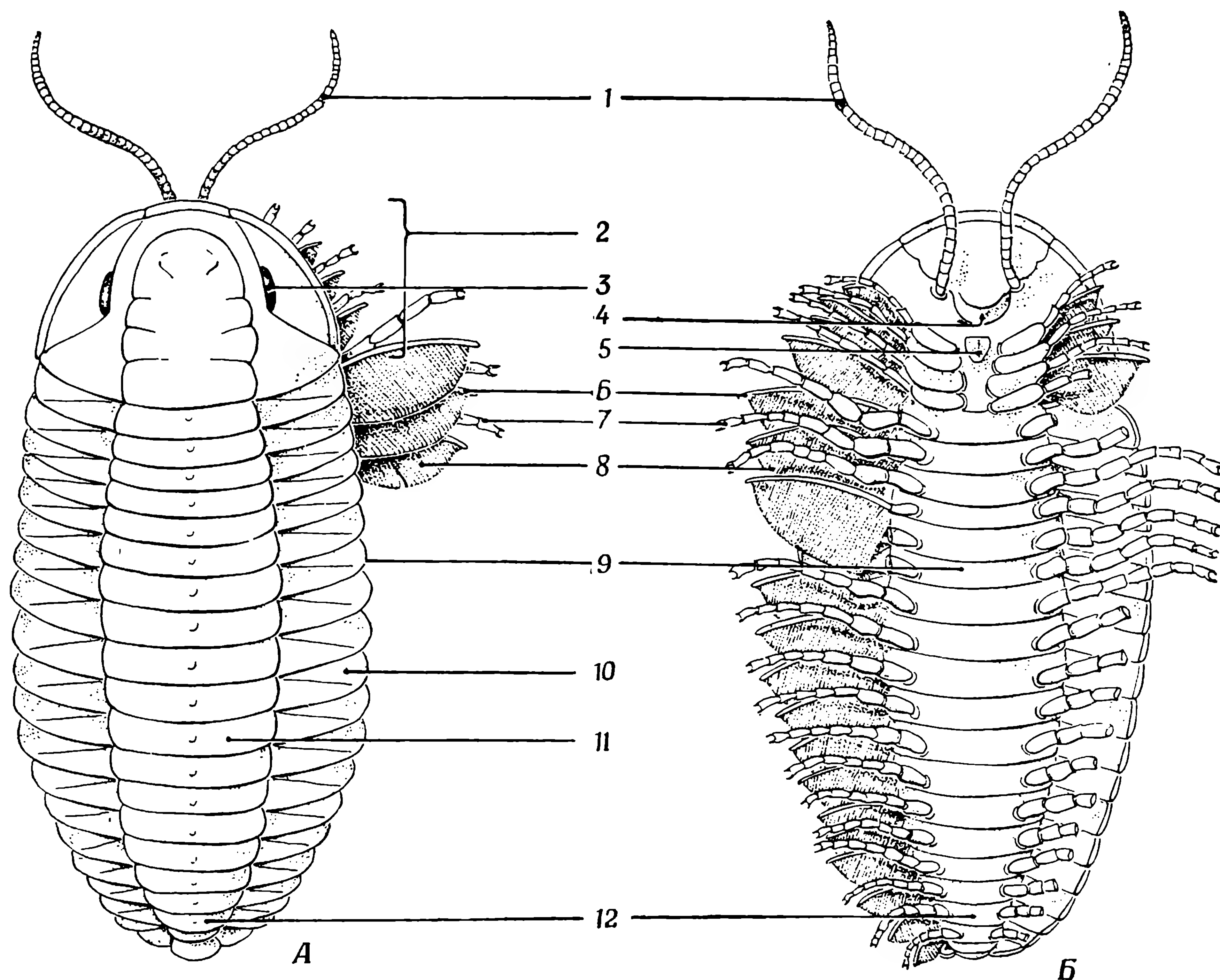


Рис. 242. Трилобит *Triarthrus eatoni* (ордовик).

А. Спинная сторона. Б. Брюшная сторона. 1 — антенна; 2 — голова; 3 — глаз; 4 — labrum; 5 — labium; 6 — преэпиподит; 7 — телеподит; 8 — жабра; 9 — грудь; 10 — боковой участок; 11 — срединный участок; 12 — пигидий.

сходное строение: голова переходит в длинное тело, состоящее из многочисленных члеников, снабженных ногами (рис. 243). Все многоножки — наземные животные; обычно их находят под камнями, поваленными деревьями или бревнами, а также в почве как в умеренных, так и в тропических областях. У губоногих каждый из сегментов тела, расположенных позади головы, несет по одной паре ног; у большинства видов от 30 до 40 пар ног, а у несколь-

ких видов их гораздо больше. Ноги довольно длинные и позволяют быстро бегать. Губоногие — хищники, они питаются другими животными, главным образом насекомыми; крупные формы едят даже змей, мышей и лягушек. Они ловят и убивают добычу ядовитыми челюстными ножками, расположенными позади головы, на 1-м туловищном сегменте. У основания челюстных ножек имеется пара ядовитых желез, изливающих свой секрет в протоки, которые открываются на кончиках этих заостренных, крючковидных ножек. Дышат губоногие с помощью воздухоносных трубочек, или *трахей*, открывающихся наружу *дыхальцами*.

Двупарноногие питаются растительными остатками, обитая под листьями, камнями или бревнами. Отличительная особенность этого класса — двойные туловищные сегменты, образующиеся в результате слияния двух исходных сомитов. Каждый двойной сегмент несет две пары ног и две пары ганглиев. Тело цилиндрическое в отличие от несколько уплощенного тела губоногих. Двупарноногие не так проворны, как губоногие: большинство видов лишь медленно ползают по земле. Они тоже дышат с помощью трахей, открывающихся наружу дыхальцами. Как у губоногих, так и у двупарноногих

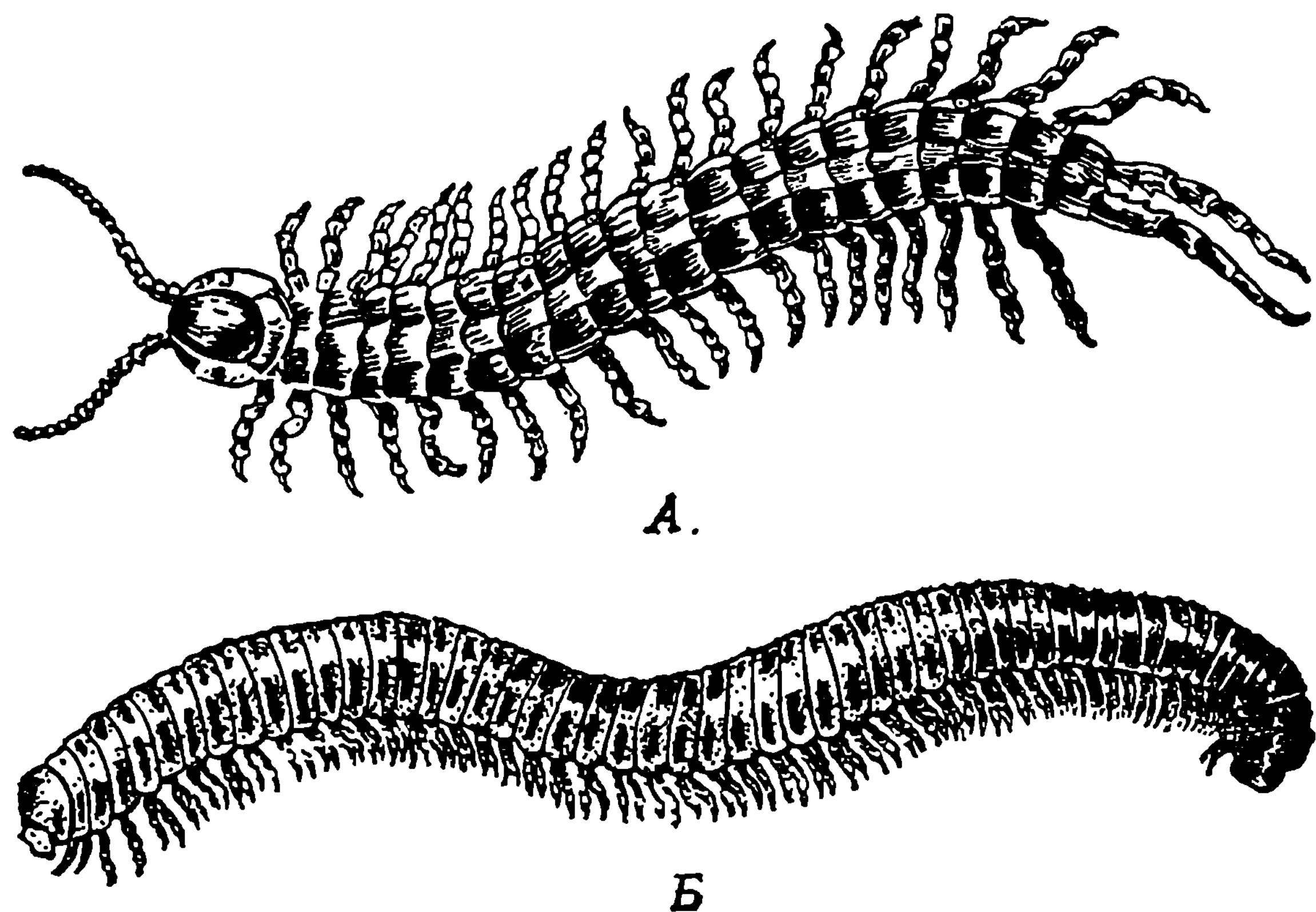
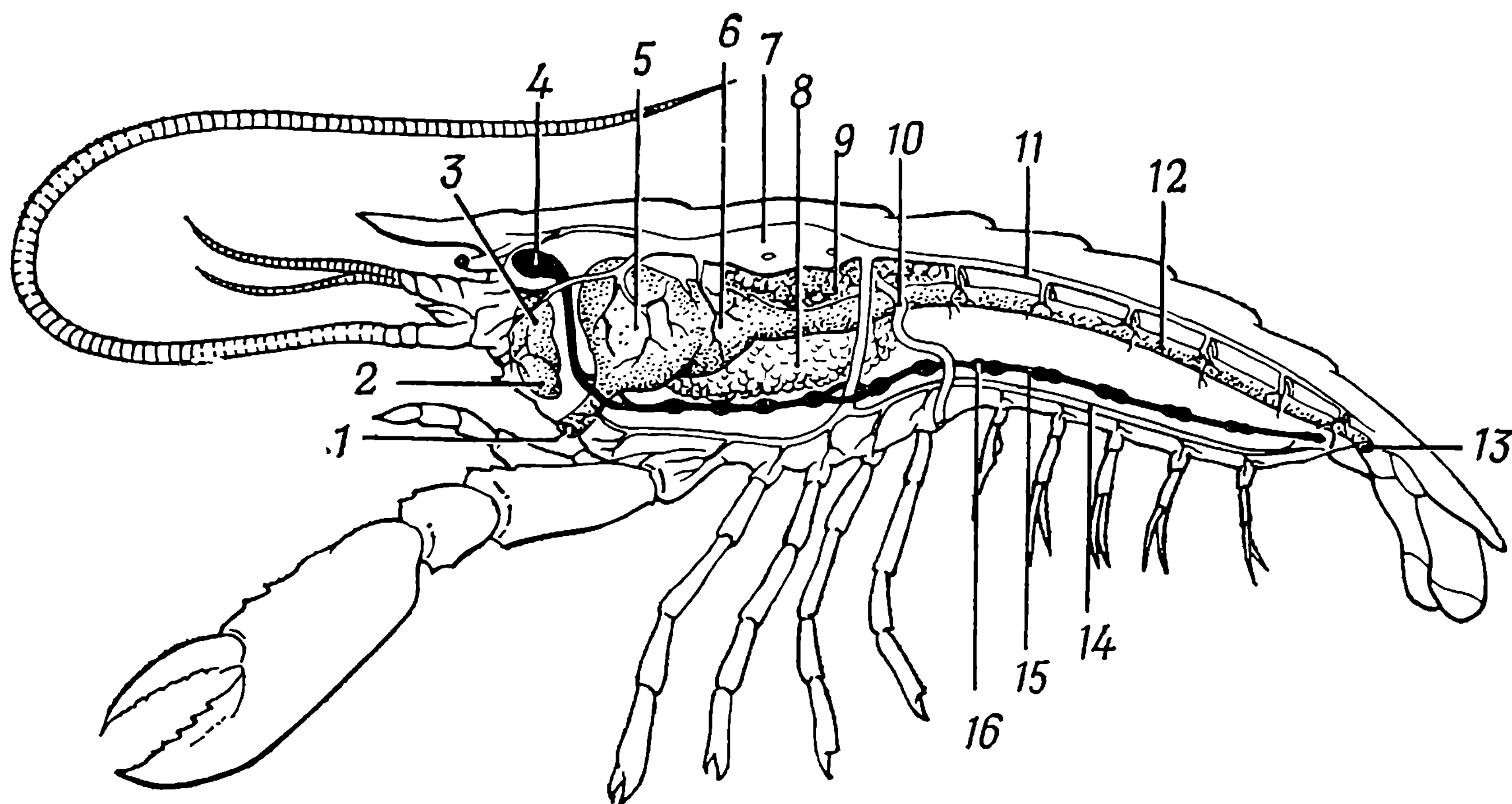


Рис. 243. Многоножки из класса губоногих (А) и двупарноногих (Б).

Рис. 244. Схема строения самца речного рака (продольный разрез).

1 — рот; 2 — зеленая железа; 3 — мочевой пузырь; 4 — головной мозг; 5 — кардиальный желудок; 6 — пилорический желудок; 7 — сердце; 8 — пищеварительная железа; 9 — семенник; 10 — семявыносящий проток; 11 — спинная артерия; 12 — кишка; 13 — анальное отверстие; 14 — брюшная артерия; 15 — брюшная нервная цепочка; 16 — брюшной нервный ганглий.



глаза либо простые (глазкí), либо отсутствуют. Лишь у некоторых видов губоногих имеются глаза, сходные со сложными глазами насекомых и состоящие из скоплений оптических единиц, число которых может достигать сотни; они расположены на обеих сторонах головы.

Ракообразные отличаются от других членистоногих тем, что голова у них снабжена двумя парами *антенн* (чувствительных усиков), парой *мандибул* (жвал) и двумя парами *максилл*. Глаза у них обычно сложные. Среди 26 000 видов ракообразных — ряд таких хорошо известных животных, как крабы, креветки, омары и речной рак (рис. 244). Ракообразные — единственный класс членистоногих, представители которого обитают главным образом в воде. Большинство ракообразных — морские формы, но некоторые обитают в пресных водах, а несколько видов (например, рак-отшельник с побережья Карибского моря) способны длительное время жить на суше, во влажных местах. Одни ракообразные являются хищниками, другие питаются мертвыми организмами, третьи процеживают пищу из воды. У последних имеются особые придатки, снабженные тонкими волосками, которые действуют как фильтр, задерживая мелкие частицы пищи; собранные таким способом частицы животное снимает с помощью других волосков и переносит к ротовым частям.

Одно из самых известных ракообразных — омар — относится к десятиногим ракам (*Decapoda*). У омара 6 головных и 8 грудных сегментов слиты в *головогрудь*, покрытую сверху и с боков *щитом*, который состоит из хитина, пропитанного солями кальция. Две пары антенн служат органами осязания и химического чувства; вторая пара антенн особенно длинная.

Жвалы короткие и мощные; их поверхности смыкаются и служат для растирания и откусывания. Позади жвал находятся две пары добавочных ротовых придатков — *челюстей*, или *максилл*. Придатки первых трех сегментов груди представляют собой *челюстные ножки* (*максиллопеды*); они помогают отделять куски пищи и отправлять их в рот. Четвертый грудной сегмент несет пару крупных *хелипед* (*клешней*), а следующие четыре сегмента (с 5-го по 8-й) — по паре *ходильных ног*. Придатки 1-го брюшного сегмента составляют часть репродуктивной системы и у самца служат для переноса спермы. На следующих четырех сегментах брюшка находятся парные *брюшные ножки* — небольшие веслообразные придатки, используемые при плавании. Два последних сегмента несут *уроподы* и *тельсон*, образующие веерообразный «хвост», с помощью которого животное может плыть назад.

Для дыхания ракообразным, как правило, служат жабры, обычно прикрепленные к проксимальному членику большей части придатков. Кровеносная система незамкнутая; сердце способно к сокращениям; артерии оканчиваются в *гемоцеле* — широком наполненном кровью пространстве, рукава которого заходят почти во все части тела. Кровь омара содержит синеватый пигмент *гемоцианин*, который служит для переноса кислорода.

Хотя раки, омары, крабы и креветки — наиболее известные ракообразные, в общей «экономике» природы они не имеют большого значения. Гораздо более важную роль играет бесчисленное множество микроскопических ракообразных, которые буквально кишат в океане, озерах и прудах и служат пищей для многих видов рыб. Главную пищу для некоторых из

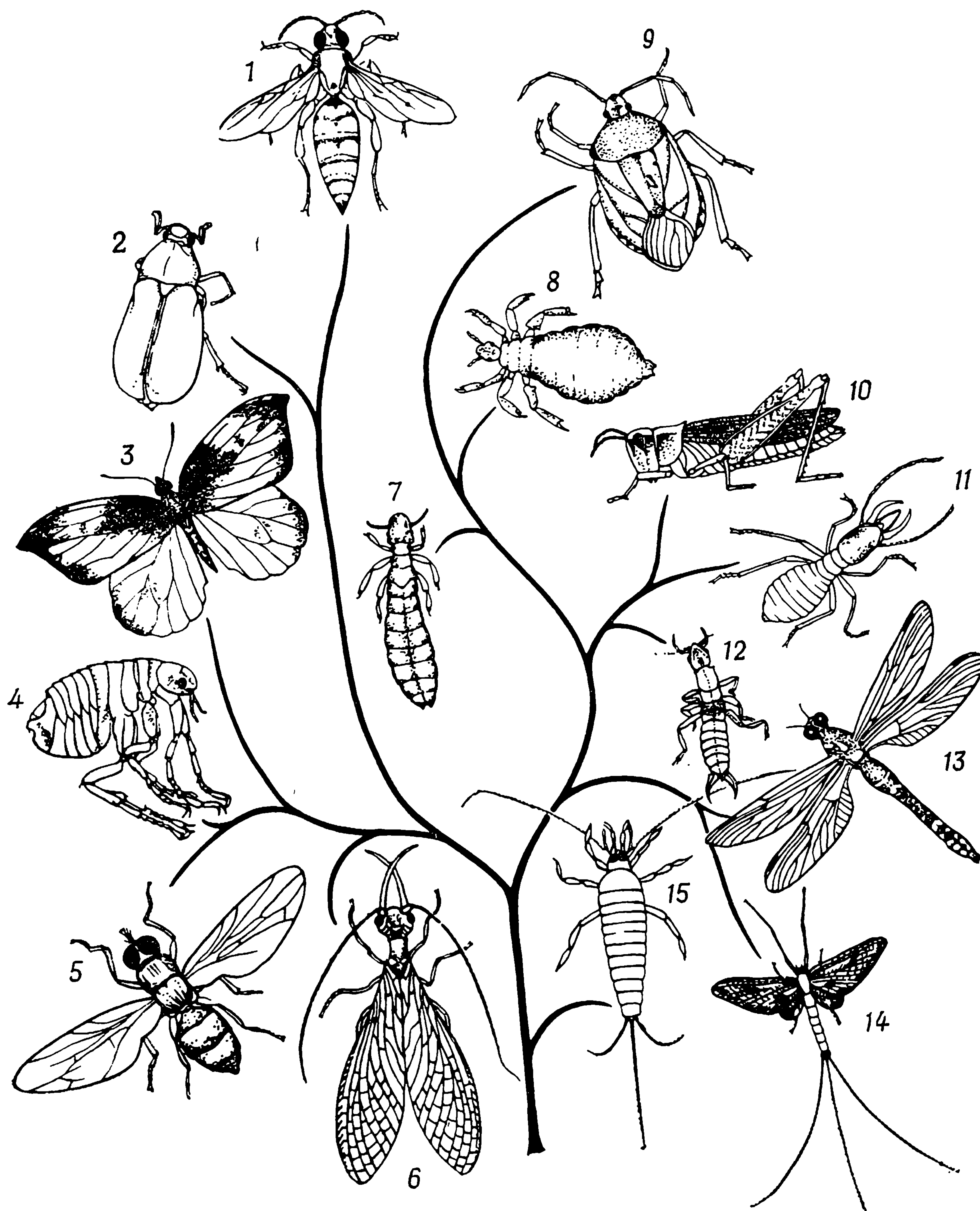


Рис. 245. Представители важнейших отрядов насекомых.

1 — Hymenoptera (муравьи, пчелы, осы); 2 — Coleoptera, (жуки); 3 — Lepidoptera (бабочки); 4 — Siphonaptera (блохи); 5 — Diptera (мухи, комары); 6 — Neuroptera (муравьиный лев); 7 — Mallophaga (пухоседы); 8 — Siphunculata (вши); 9 — Hemiptera (клопы); 10 — Orthoptera (сверчки, кузнечики); 11 — Isoptera (термиты); 12 — Dermaptera (уховертки); 13 — Odonata (стрекозы); 14 — Ephemera (попелки); 15 — Thysanura (щетинокхвосты).

самых крупных китов составляют морские ракообразные величиной менее 25 мм. Назовем некоторые группы этих ракообразных. К *жаброногим* (Branchiopoda) относится множество мелких форм — щитни, жаброноги и другие рачки, главным образом пресноводные. *Ракушковые* (Ostracoda) — очень мелкие рачки, живущие в море и в пресных водах. Кроме обычной кутикулы, у них имеется защитная раковина с двумя круглыми или овальными створками, похожая на миниатюрную раковину двусторчатого моллюска и пропитанная углекислым кальцием.

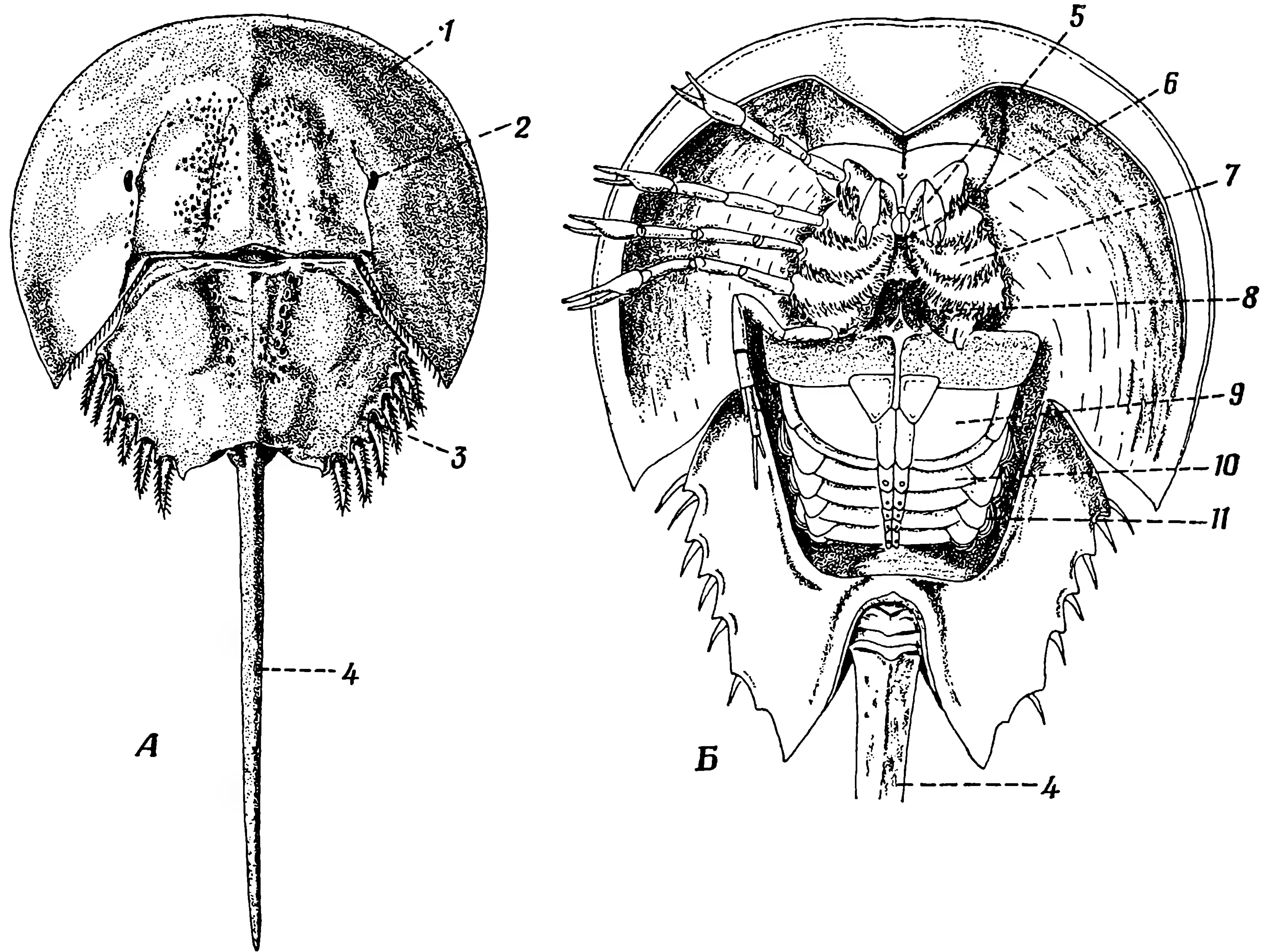
Представители еще одной группы мелких ракообразных — *веслоногие* (Copepoda) — обитают в море и в пресных водоемах. Кроме того, многие виды паразитируют на многих других

морских или пресноводных животных. Веслоногие также играют важную роль в питании китов и рыб. Для свободноживущих видов характерно короткое цилиндрическое тело.

Усоногие (Cirripedia) — единственная группа сидячих форм среди ракообразных. По внешнему виду они резко отличаются от подвижных форм, и только в 1830 году, когда были изучены личиночные стадии, было установлено родство усоногих с другими ракообразными. Свободноплавающие личинки усоногих проходят ряд линек, а затем прикрепляются к какому-либо подводному субстрату (скалы, камни, сваи и т. п.) и превращаются во взрослую форму. Усоногие живут только в море; они сами секретируют материал для построения вокруг себя сложной известной раковины, из которой

Рис. 246. Мечехвост — представитель класса *Merostomata*.

А. Спинная сторона. Б. Брюшная сторона.
 1 — головогрудной щит; 2 — глаз; 3 — брюшко; 4 — тельсон; 5 — хелицера; 6 — рот; 7 — гнатобаза; 8 — хилирия; 9 — генитальная крышка; 10 — жаберная крышка; 11 — жаберные пластинки.



они не выходят. Много лет назад Луи Агассиц описал усоногого рака как «просто-напросто небольшое животное наподобие креветки, которое стоит на голове в своем известковом домике и загоняет пищу к себе в рот ногами».

Существуют две обширные группы мелких ракообразных, внешне несколько похожих на насекомых. Представители этих групп живут в море, в пресной воде или в сырых местах на суше. Это *равноногие* (Isopoda), к которым относятся водяной ослик, морской таракан и мокрицы, и *бокоплавы* (Amphipoda). Несмотря на поверхностное сходство с насекомыми, это все же ракообразные. У равноногих тело сплющено дорзовентрально, а у бокоплавов — с боков.

Десятиногие раки (Decapoda) — самая крупная группа ракообразных, содержащая около 8500 видов (омары, крабы, речные раки, креветки и др.). Большинство видов живет в морях, но есть и ряд пресноводных форм, например речной рак, некоторые креветки и несколько видов крабов. У ракообразных вообще, а в частности — у десятиногих раков очень ярко выражена специализация и дифференциация гомологичных структур в разных отделах тела.

У трилобитов и, вероятно, у самых ранних ракообразных придатки на разных сегментах тела были очень сходны между собой. У омара же среди 19 пар придатков нет даже двух совершенно одинаковых пар, а в разных отделах тела придатки резко различаются по форме и функции.

Класс *насекомых* (Insecta) — самая обширная, процветающая и разнообразная группа во всем животном царстве (рис. 245). Это главным образом наземные формы; некоторые виды живут в пресной воде и лишь немногие приспособились к жизни на морском побережье в зоне приливов. У насекомых в отличие от ракообразных голова, состоящая из 6 полностью слившихся сегментов, ясно отделена от груди, а грудь отделена от брюшка. Один из сегментов головы несет чувствительные усики (антенны), а другие придатки преобразованы в сложные ротовые части. Для разных видов характерны ротовые части разного типа: жующие, сосущие или колющие. Грудь состоит из трех слившихся сегментов, каждый из которых несет по паре ног. В типичном случае у насекомого имеется две пары крыльев — на втором и третьем сег-

ментах груди. Брюшко может состоять из различного числа сегментов, вплоть до 11; на брюшных сегментах обычно нет никаких придатков. Для дыхания служат трахеи, открывающиеся наружу дыхальцами; кровеносная система незамкнутая, без капилляров и вен. У насекомых имеются разнообразные органы чувств, в том числе простые и сложные глаза, органы, воспринимающие звуки, и рецепторы химических веществ. Насекомых делят на 20—25 отрядов, представители которых приспособлены к самым разнообразным условиям жизни.

Еще одну обширную группу членистоногих составляют *хелицеровые* (Chelicerata), к которым относятся *паукообразные* (Arachnida) и *меростомовые* (Merostomata). Тело у них состоит из цельной головогруды и брюшка. Первая пара головных придатков — *хелицеры* — у меростомовых служит для захвата пищи, а у пауков обычно приспособлена для впрыскивания яда в жертву. У паукообразных четыре пары ходильных ног, а у меростомовых — пять пар.

К классу паукообразных относятся пауки, скорпионы и клещи. Все это сухопутные организмы, за исключением нескольких групп, вторично перешедших к жизни в воде. Как полагают, паукообразные произошли от ногоротых — второй, ныне полностью вымершей группы меростомовых. Помимо хелицер, у них имеется пара *педипальп* и 4 пары ног, но нет антенн. Большинство паукообразных — хищники, питающиеся насекомыми и другими мелкими членистоногими. Дышат они либо легкими, либо трахеями, либо теми и другими. *Легочные мешки* типа «книжки», с многочисленными складками наподобие страниц книги, находятся в брюшке, с его вентральной стороны. Их может быть до четырех пар. Глаза простые, а не фасеточные. Кроме того, имеются осязательные волоски и «щелевидные органы», возможно служащие для обоняния.

Мечехвосты (рис. 246) — единственные представители некогда многочисленного класса меростомовых; это «живые ископаемые», несомненно родственные паукообразным, хотя внешне они больше похожи на крабов. Современные виды мечехвостов просуществовали, почти не изменившись, не менее 350 млн. лет.

В палеозое жили многочисленные представители еще одной ископаемой группы хелицеровых — Eurypterida; некоторые виды их достигали 3 м в длину. Эти гигантские морские формы имели сложные глаза, пару хелицер, четыре пары ходильных ног и одну пару крупных придатков, служивших для плавания. Они были хищниками и охотились на первых позвоночных из группы Ostracodermi (разд. 195).

184. ЭНДОКРИННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЛИНЬКИ У РАКООБРАЗНЫХ

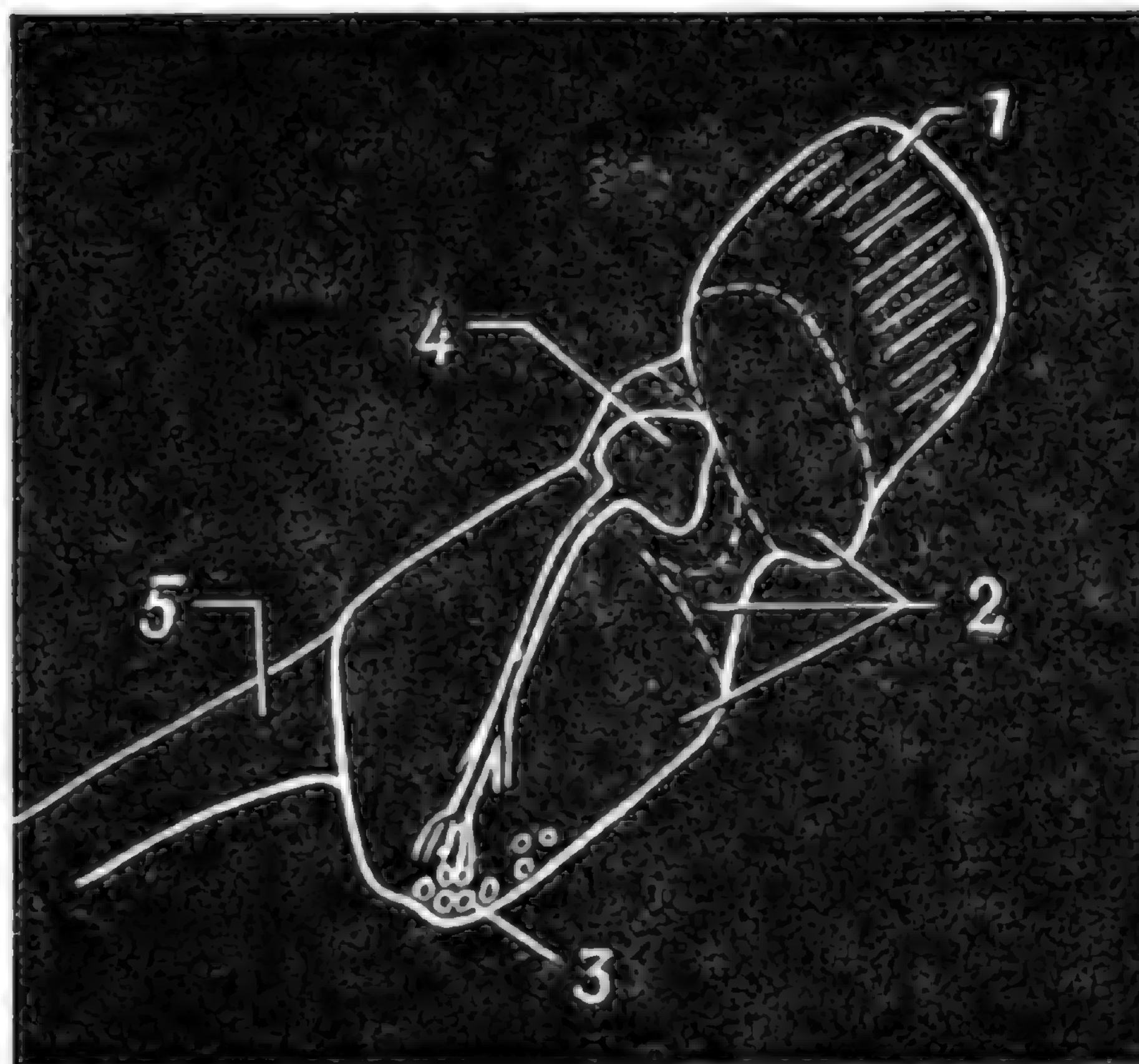
Крабы, омары, креветки и другие ракообразные в процессе развития из личинки во взрослую форму многократно линяют. Омар, например, в первое лето своей жизни линяет 7 раз; с каждой линькой он становится крупнее и все больше напоминает взрослое животное. Достигнув стадии, когда он во всем сходен со взрослой формой, но не достиг ее размеров, омар линяет еще несколько раз, что позволяет ему расти. Перед самой линькой железы эпидермиса выделяют особый *гормон линьки*, содержащий ферменты, которые переваривают хитин и белки внутренних слоев кутикулы. Под старой кутикулой образуется новая мягкая и гибкая кутикула, собранная в складки, что оставляет телу возможность расти. Переваренный материал старой кутикулы всасывается организмом; некоторые вещества, например соли кальция, сохраняются и используются повторно. Иногда животное заглатывает воздух или воду, чтобы быстрее разбухнуть и разорвать прежнюю кутикулу. Оно высвобождается из старой кутикулы, увеличивает свой объем до полного расправления складок новой кутикулы, а затем эпидермис выделяет ферменты, под действием которых кутикула твердеет в результате окисления некоторых веществ и добавления к хитину солей кальция. После этого откладываются новые слои кутикулы.

Процесс линьки регулируется гормоном, который накапливается в *синусной железе*, расположенной в глазном стебельке. В обычных условиях этот гормон препятствует линьке; линька происходит лишь тогда, когда количество гормона падает ниже определенного уровня. Если удалить синусную железу, животное начинает проделывать одну линьку за другой без стадий покоя в промежутках. Синусная «железа» состоит не из железистой ткани, а образована расширенными окончаниями аксонов. Тела клеток, которым принадлежат эти аксоны, находятся в X-органе. Гормон образуется в телах клеток этого органа и направляется по аксонам в их окончания в синусной железе, где он накапливается и откуда освобождается (рис. 247). Вырабатываемый X-органом гормон тормозит секрецию гормона, вызывающего линьку (по-видимому, сходного с экдизоном насекомых), выделяемого Y-органом — железой, расположенной у основания мышц мандибулы и имеющей вид тяжей из эпителиальных клеток. Кроме гормона, тормозящего линьку, X-орган вырабатывает гор-

Рис. 247. Глазной стебелек краба.

Скелетная часть удалена, так что можно видеть синусную железу и X-орган.

1 — ретинула сложного глаза;
2 — части зрительного ганглия;
3 — X-орган; 4 — синусная железа;
5 — место соединения с головным мозгом.



моны, влияющие на распределение пигмента в сложных глазах и на окраску тела, а также ряд гормонов, регулирующих обмен веществ и размножение. Выработку гормонов нервными клетками называют *нейросекрецией*. Аналогичное явление имеет место у позвоночных: гормоны вазопрессин и окситоцин образуются в гипоталамической области головного мозга и накапливаются в задней доле гипофиза.

185. МЕТАМОРФОЗ НАСЕКОМЫХ

Некоторые насекомые, подобно ракообразным, совершают в процессе своего развития ряд последовательных линек. С каждой линькой они становятся все больше похожими на взрослую форму, но ни при одной из этих линек не происходит внезапного резкого изменения их внешнего вида. Так происходит созревание, например, у кузнечика. Напротив, у бабочек, мух и многих других насекомых в процессе развития наблюдается последовательная смена форм, совершенно не похожих одна на другую. Из яйца вылупляется червеобразная *личинка* (у бабочек ее называют *гусеницей*), которая ползает, очень много ест и несколько раз линяет, с каждым разом становясь все крупнее. В результате последней личиночной линьки образуется *куколка*, которая не двигается и не питается. Личинки бабочек — гусеницы — прядут кокон, внутри которого они окукливаются (линяют с превращением в куколку). На стадии куколки все анатомические структуры личинки разрушаются и материал их используется для построения взрослого насекомого (имаго). Каждая часть тела взрослой формы (конечности, крылья, глаза и т. д.) развивается из особой группы

клеток — *имагинального диска*; имгинальные диски обособляются еще в яйце. На стадии личинки имгинальные диски не функционируют, а находятся в более или менее выраженном состоянии покоя. На стадии куколки эти диски растут и дифференцируются в структуры взрослого насекомого, но остаются в спавшемся, свернутом состоянии. Когда из покровов куколки выходит взрослая форма, в эти спавшиеся структуры нагнетается кровь и они расправляются и раздуваются, после чего начинают твердеть в результате отложения хитина. Это внезапное превращение во взрослое насекомое называется *метаморфозом* (греч. «изменение формы»), или *полным превращением*. Развитие же кузнечика называют *развитием с неполным превращением*, так как превращение личинки во взрослую форму происходит у него постепенно (рис. 248).

Личинка и взрослое насекомое резко различаются не только по внешнему виду, но и по образу жизни. Гусеница питается листьями, а бабочка сосет цветочный нектар. Личинка комара живет в пруду и питается водорослями и простейшими, а взрослый комар сосет кровь человека и других млекопитающих. У некоторых насекомых, например у поденки, взрослая форма живет лишь несколько часов — время, необходимое для спаривания и откладки яиц.

Экспериментальные исследования пролили свет на гормональную регуляцию метаморфоза насекомых (рис. 249). У цекропийного шелкопряда (*Platysamia cecropia*) обычно наблюдается длительный период покоя (*диапауза*) на стадии куколки. Если же продержать куколку около 6 недель на холоде, а затем вновь поместить в обычные температурные условия, то развитие ее возобновляется и метаморфоз заканчивается

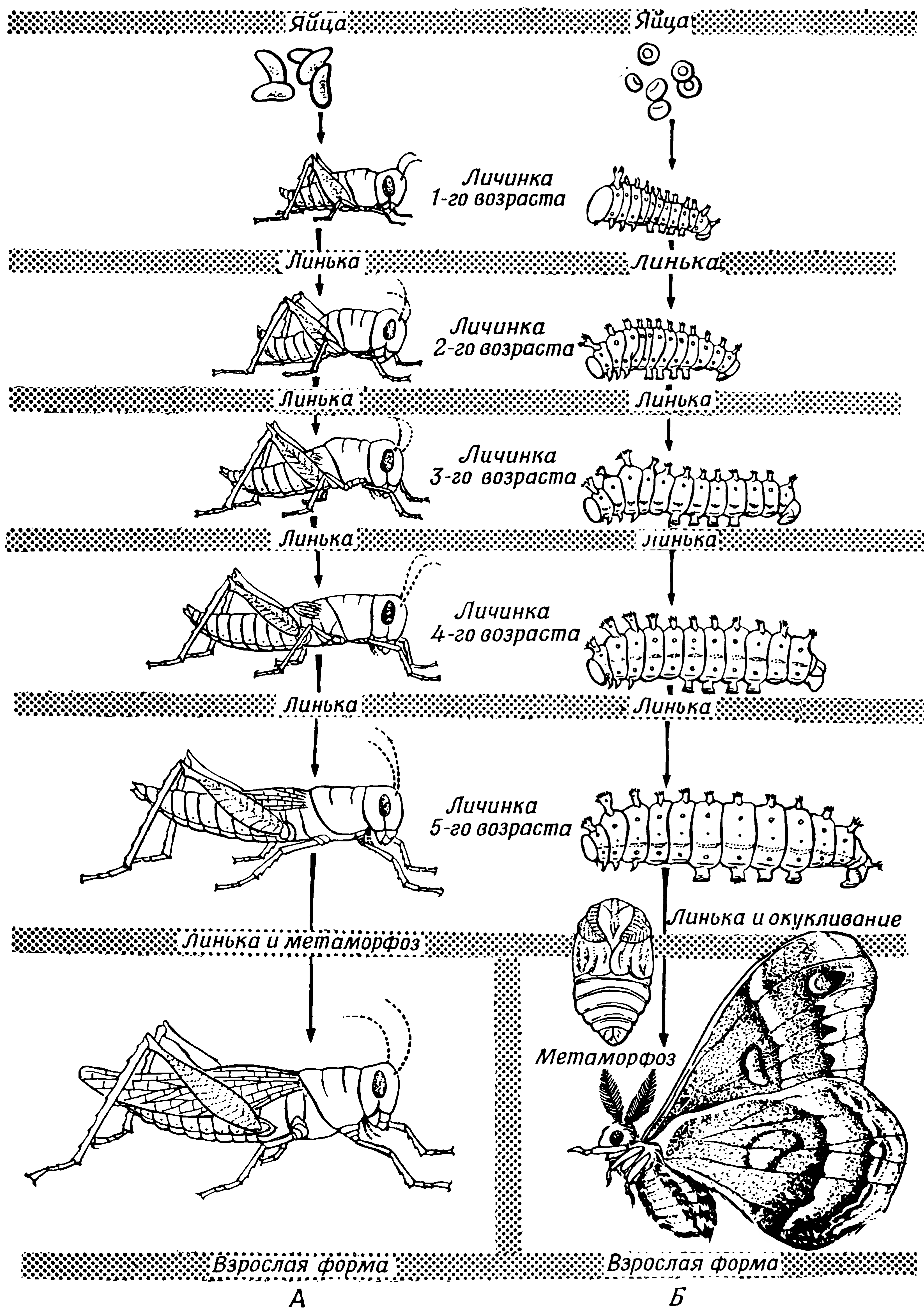
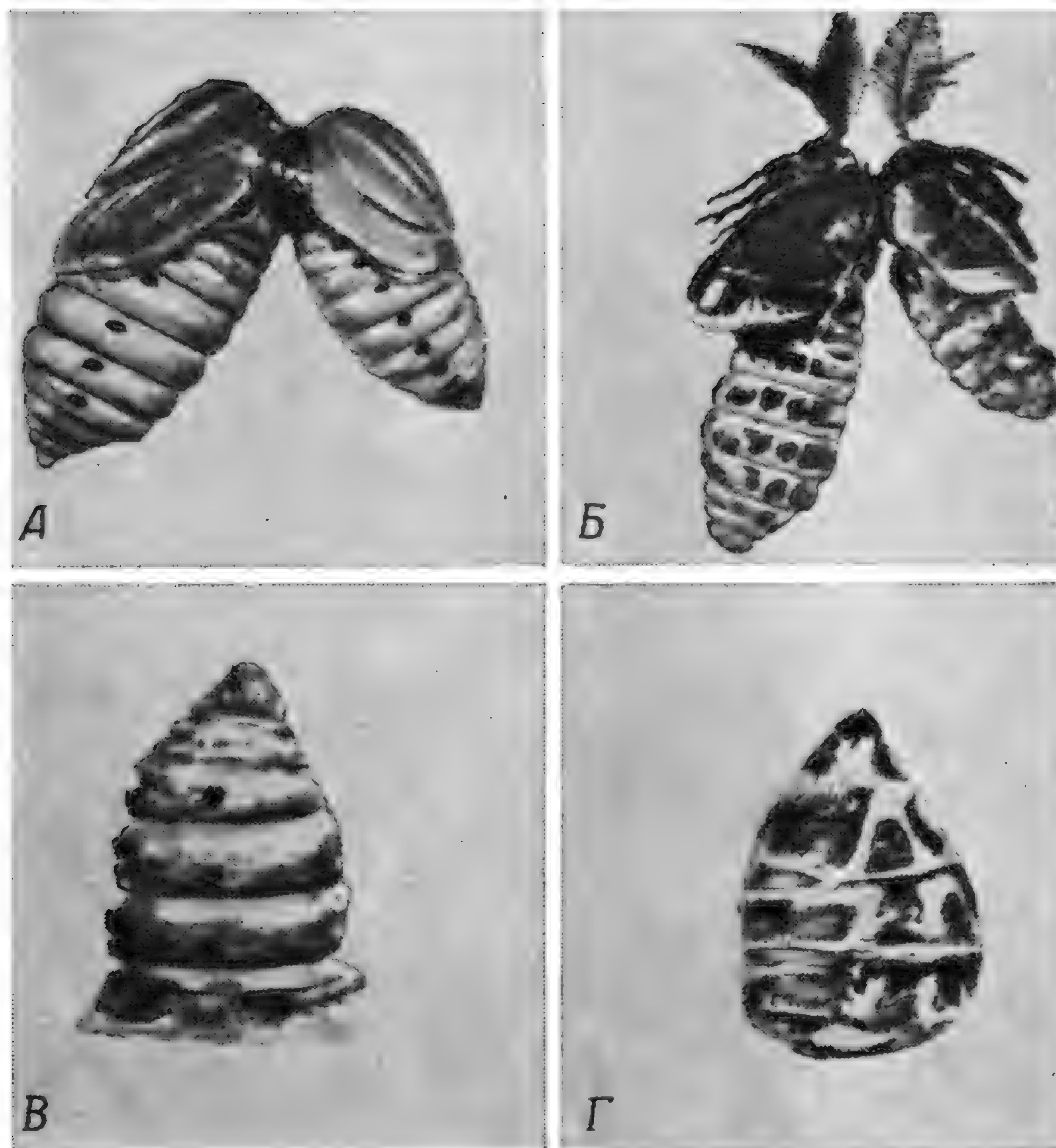


Рис. 248. Сравнение развития насекомого с неполным превращением — кузнечика (А) — и насекомого с полным превращением — бабочки *Platysamia cecropia* (Б).

Рис. 249. Опыты, демонстрирующие гормональную регуляцию метаморфоза насекомых.

А. Куколка *Telea polyphemus* на стадии диапаузы с удаленным головным мозгом (справа) присоединена к предварительно подвергнутой охлаждению куколке *Platysamia cecropia*. Б. Экдизон вызывает метаморфоз у обоих партнеров. В. В задний отдел тела куколки *P. cecropia*, находящейся в состоянии диапаузы, пересажены одновременно мозговые железы, подвергнутые охлаждению, и проторакальные железы. Г. Экдизон, вырабатываемый пересаженными проторакальными железами, которые стимулируются пересаженными мозговыми железами, вызывает метаморфоз брюшка куколки.



примерно через месяц. Оказалось, что охлаждение заставляет нейросекреторные клетки интрацеребральной железы (одна из частей головного мозга) выделять гормон. Чтобы стимулировать выделение гормона, достаточно охлаждать только мозг. Этот гормон распространяется по аксонам нейросекреторных клеток до их периферических окончаний — до *corpus cardiacum* (рис. 250). Последние выделяют *проторакотропный гормон* (ПТТГ), который в свою очередь стимулирует проторакальные железы, побуждая их выделять *экдизон* — стероид, имеющий формулу $C_{27}H_{44}O_6$. Карлсон и Бутенандт выделили из 500 кг шелковичных червей 25 мг экдизона, что позволило определить его химическую структуру. Экдизон заставляет эпидермис выделять гормон линьки, что ведет к линьке и метаморфозу. Под влиянием этой же системы — выделяемого мозгом гормона и экдизона — начинается переход из личиночной стадии в стадию куколки.

Железы, лежащие около мозга (*corpora allata*, рис. 250), выделяют еще один гормон, называемый *ювенильным гормоном*. Этот гормон подавляет метаморфоз, но не препятствует линьке, благодаря чему личинка (гусеница) до окукливания линяет несколько раз и может увеличиваться в размерах. На последней личиночной стадии этот гормон не образуется,

поэтому очередная линька может сопровождаться окукливанием. Пересаживая зрелым личинкам добавочные железы, образующие ювенильный гормон, можно вызвать ряд дополнительных личиночных линек, в результате чего

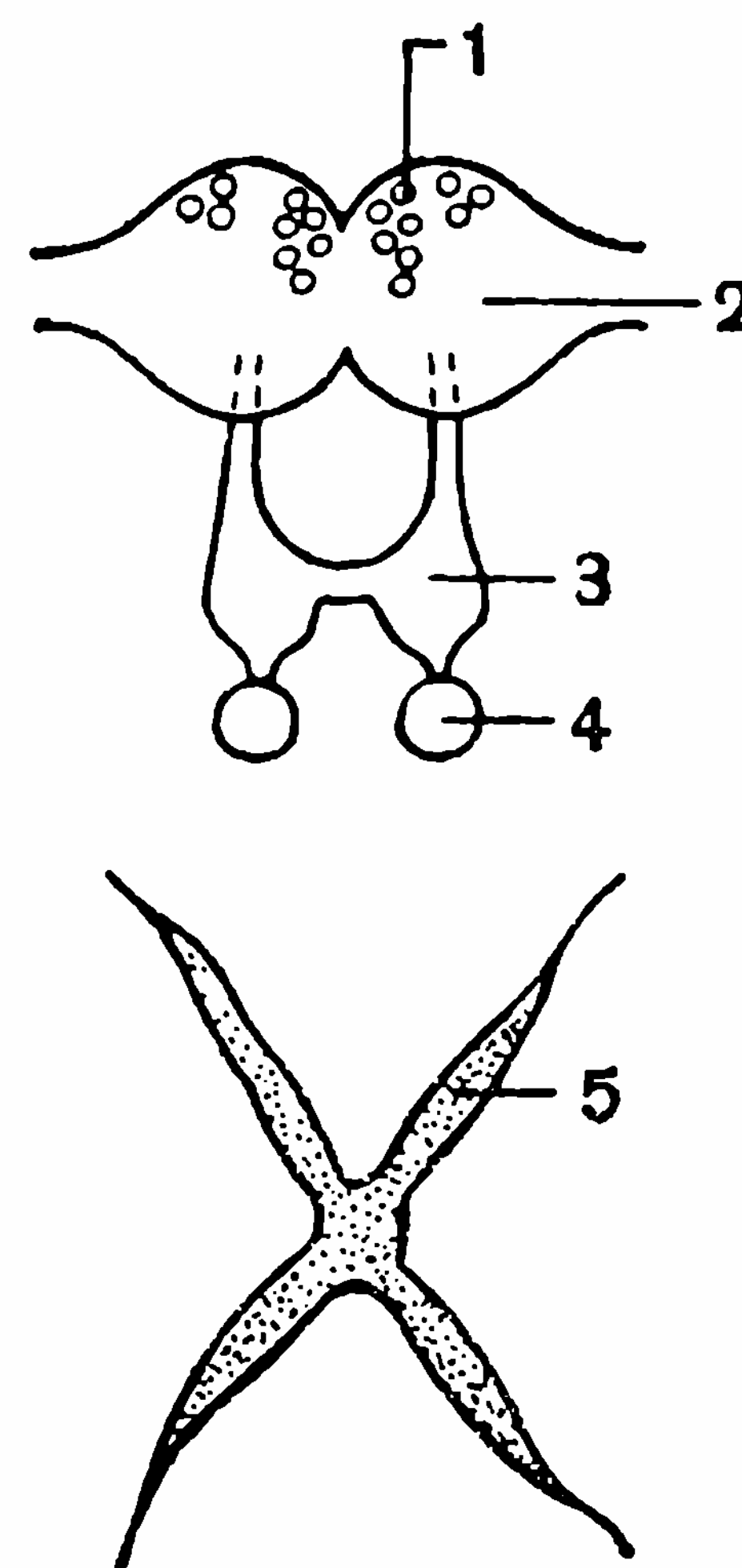


Рис. 250. Железы внутренней секреции таракана.

Верхняя группа желез располагается в области головы, над пищеводом; нижняя железа (проторакальная) — в вентральной части проторакса, среди мышечных клеток. 1 — нейросекреторные клетки интрацеребральной железы; 2 — головной мозг; 3 — *corpus cardiacum*; 4 — *corpus allatum*; 5 — проторакальная железа.

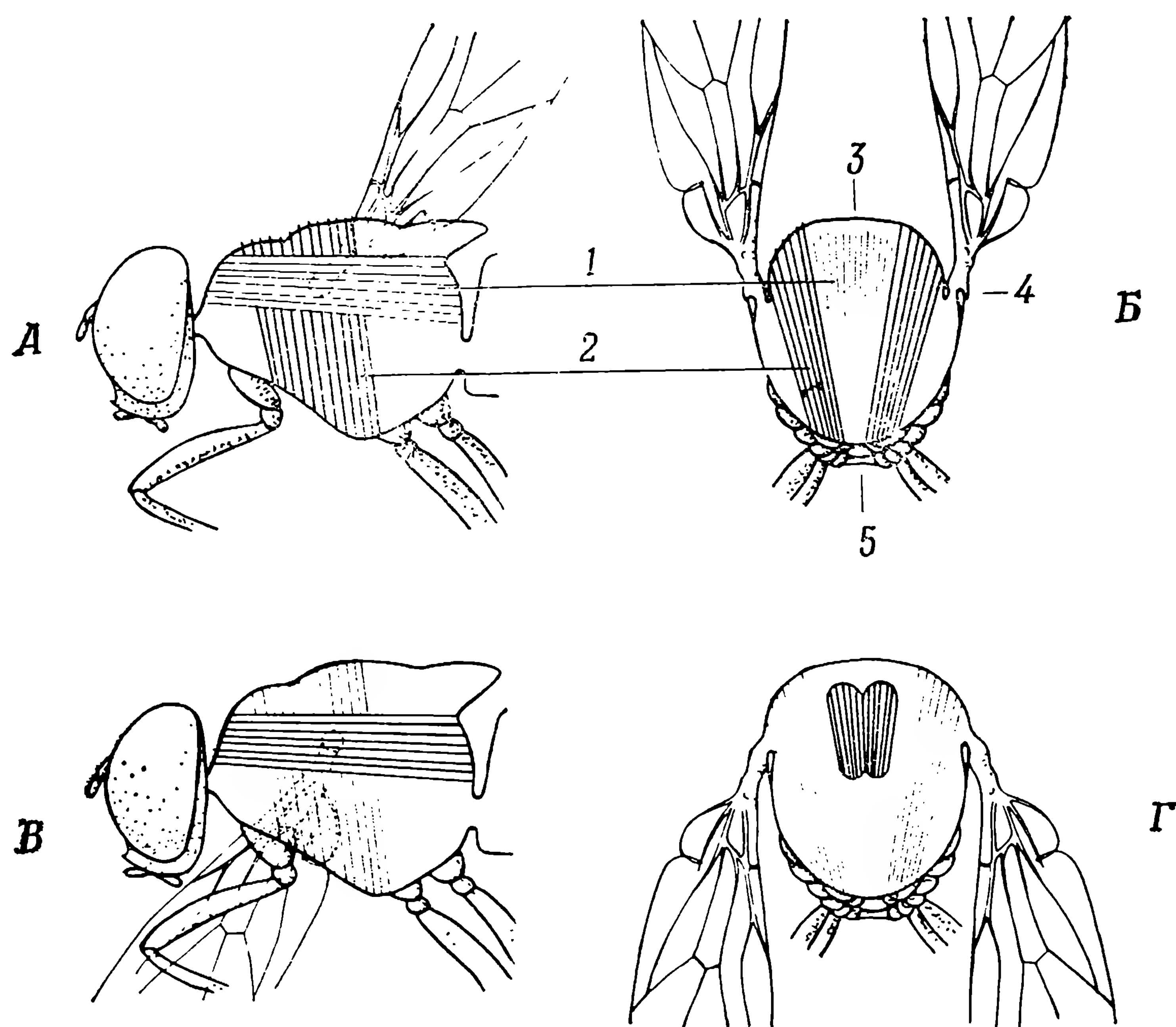


Рис. 251. Схема расположения летательных мышц у насекомого.

Сокращение продольных мышц ведет к поднятию тергита и опусканию крыльев; при сокращении же терго-стернальных мышц тергит опускается, а крылья поднимаются.

1 — продольные мышцы; 2 — терго-стернальные мышцы; 3 — тергит; 4 — головка плеврального ребра. 5 — стернит; А. Крылья подняты; продольные мышцы расслаблены. Б. Тергит в нижнем положении; терго-стернальные мышцы сокращены. В. Крылья опущены; продольные мышцы сокращены. Г. Тергит в верхнем положении; терго-стернальные мышцы расслаблены.

личинки, прежде чем произойдет окукливание, вырастают до гигантских размеров и в конце концов дают гигантских взрослых особей. Удаление этих желез на ранних личиночных стадиях вызывает у некоторых насекомых преждевременный метаморфоз.

186. ПОЛЕТ НАСЕКОМЫХ

Насекомые — единственные беспозвоночные, у которых появились крылья (хотя это произошло и не у всех видов); однако эти органы только аналогичны, а не гомологичны крыльям позвоночных. Обычно у насекомых бывает по две пары крыльев, но у мух и комаров имеется одна пара крыльев и пара *жужжалец*, представляющих собой остатки второй пары крыльев. Жужжальца быстро колеблются в вертикальном направлении и, видимо, участвуют в регуляции движений крыльев. У большинства насекомых обе пары крыльев функционируют как летательные органы, но у прямокрылых и жуков передняя пара превращена в отвердевшие защитные образования, прикрывающие заднюю, функционирующую пару.

В отличие от птиц у большинства насекомых летательные мышцы прикреплены не к крыльям, а к стенке тела, причем таким образом, что даже слабые изменения формы грудного отдела заставляют крылья быстро подниматься

и опускаться (рис. 251). Сокращение вертикальных мышц оттягивает вниз *тергит* — пластинку, лежащую на спинной поверхности груди; в результате крылья на противоположной стороне от точки опоры поднимаются. При сокращении продольных мышц тергит выгибается, а крыло опускается. Движения стенки тела едва заметны, но, поскольку плечи рычага по обе стороны от точки опоры крыла имеют различную длину, размах движения кончиков крыльев в несколько сот раз больше.

У многих насекомых, в том числе у бабочек, частота взмахов крыла связана с частотой нервных импульсов, поступающих в летательные мышцы. Частота импульсов, посылаемых к этим двум системам мышц, колеблется таким образом, что вызывает ритмичные движения крыльев вверх и вниз. Скорость этих движений варьирует от примерно 8 взмахов крыла в секунду у крупных бабочек до 75 у некоторых более мелких насекомых. У других насекомых, например у мух и пчел, частота взмахов крыльев не зависит от числа поступающих нервных импульсов. Когда частота нервных импульсов превышает определенную минимальную величину, крылья производят взмахи, но с большей частотой, которая определяется самими мышцами (несколько сот взмахов в секунду); эта частота зависит от напряжения в двух системах мышц-антагонистов.

187. ОБЩЕСТВЕННЫЕ НАСЕКОМЫЕ

У некоторых насекомых — у пчел, муравьев и термитов — популяция состоит не из отдельных особей, а из колоний или сообществ, в состав которых входят особи нескольких типов, приспособленные к выполнению различных функций. Этим колонии насекомых напоминают колонии кишечнополостных или мшанок, отличаясь от них тем, что особи не соединены между собой анатомически, как у этих низших форм. Например, в состав колонии термитов (фиг. 252) входят «половые» особи — самец и матка, которые порождают всех остальных членов колонии; «солдаты», защищающие колонию от врагов, и «рабочие», которые собирают корм, строят гнездо и ухаживают за молодыми особями. Как солдаты, так и рабочие особи бесплодны, а половые особи и солдаты неспособны самостоятельно питаться. Таким образом, члены колонии полностью зависят друг от друга. Каждый год в колонии развиваются новые крылатые половые особи, которые покидают термитник, спариваются и основывают новую колонию. Матка термитов может откладывать по 6000 яиц ежедневно без перерыва в течение ряда лет. Она представляет собой по существу специализированную машину для откладки яиц, и рабочие особи должны кормить ее и ухаживать за ней.

Колония медоносных пчел состоит из одной матки, нескольких сот трутней (самцов) и многих тысяч рабочих пчел — стерильных самок. Пчелиная матка спаривается лишь однажды; полученная сперма хранится в теле матки в специальном семенном мешке. После этого она может откладывать либо неоплодотворен-

ные яйца, которые дают гаплоидных самцов — трутней, либо оплодотворенные яйца, развивающиеся в диплоидных самок. Из личинок женского пола, получающих в течение примерно 6 дней «маточный корм», развиваются матки; если же личинки получают этот корм 2 или 3 дня, а затем в течение 3 дней им дают смесь нектара с пылью, то они развиваются в рабочих пчел. Молодые рабочие пчелы служат «кормилицами» — они кормят личинок и сооружают ячейки для выращивания личинок. Более взрослые выполняют различные обязанности в улье: стоят на страже у входа в улей, принимают и хранят нектар, выделяют воск для новых ячеек и поддерживают чистоту в улье. Самые старшие рабочие особи — это пчелы-сборщицы, которые вылетают из улья за водой, пылью и нектаром.

188. МОЛЛЮСКИ

Этот тип с его 80 000 видов — второй по величине среди всех типов животных. К нему относятся устрицы, мидии, осьминоги, улитки, слизни и самое крупное беспозвоночное животное — гигантский кальмар, который достигает 15 м в длину и 6 м в окружности и может весить несколько тонн.

План строения тела взрослых моллюсков резко отличается от плана строения всех других беспозвоночных, но личинка более примитивных моллюсков, называемая *трохофорой*, сходна с личинками некоторых морских кольчатых червей. Это позволяет предполагать, что моллюски и кольчатые черви произошли от общих предков; однако у червей выработался сегментарный план строения тела, моллюски

Рис. 252. Модель «царской» ячейки в термитнике *Constrictotermes cavifrons* из Британской Гвинеи.

Матка с огромным вздутым брюшком занимает центр ячейки, голова ее обращена вправо. Самец (второй по величине) сидит в нижнем левом углу. Большинство других термитов — рабочие особи. Слева находится несколько «солдат» с очень крупными головами.



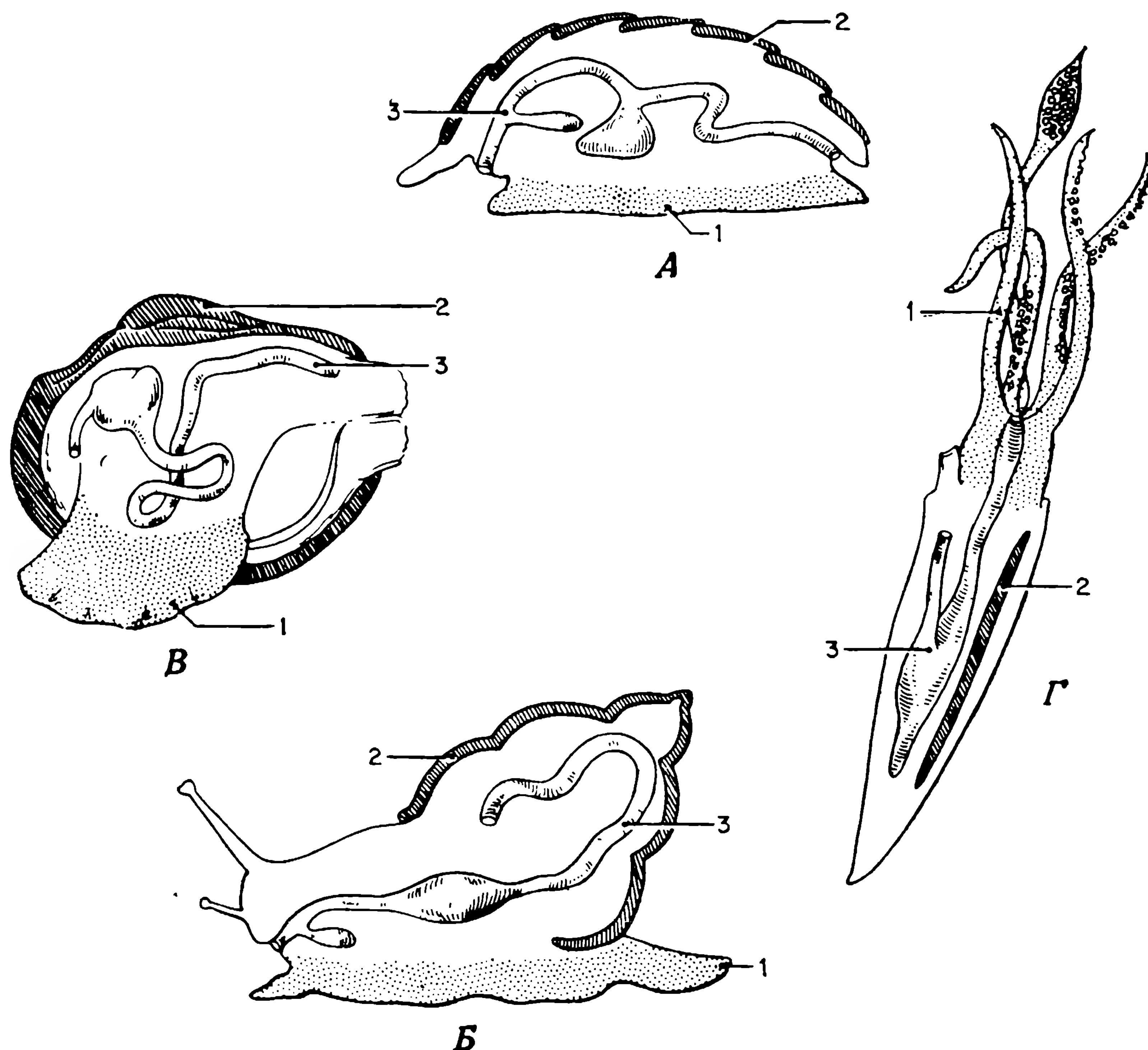


Рис. 253. Различия в основном плане строения тела у моллюсков.

Обратите внимание, каким образом изменили свое положение нога (1), раковина (2) и пищеварительный тракт (3) в процессе эволюции различных групп.

А. Хитон. Б. Улитка. В. Мидия. Г. Кальмар.

же приобрели особый, только им одним свойственный план строения, лишенный сегментации.

Хитоны — медлительные морские животные (рис. 253), относящиеся к классу *боконервных* (Amphineura); они питаются водорослями, соскребая их с камней на морском побережье. В относительно простом строении тела хитона уже ясно вырисовываются основные черты строения моллюсков: широкая плоская мясистая *нога* для ползания по скалам, расположенный над ней висцеральный *мешок*, содержащий большую часть внутренних органов, *мантия* — складка ткани, покрывающая висцеральный мешок и по бокам свисающая над краями ноги, и, наконец, твердая *раковина*, выделяемая верхней поверхностью мантии и состоящая из восьми отдельных пластинок. Подобно наружному покрову членистоногих, раковина защищает животное, но и затрудняет его передвижение.

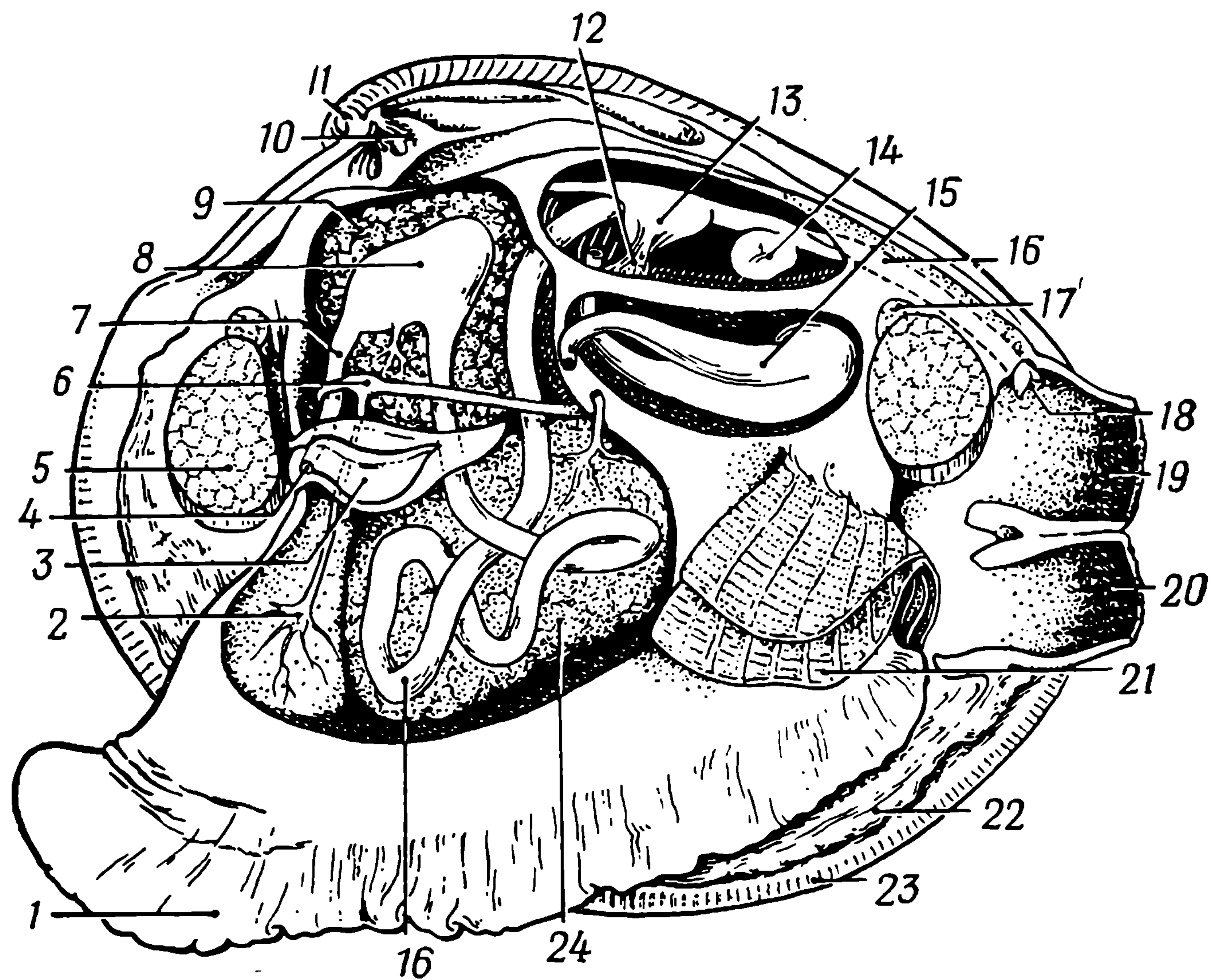
Пищеварительная система моллюсков представляет собой неразветвленную трубку, иногда свернутую в спираль; рот ведет в глотку, переходящую в пищевод, желудок и кишку и заканчивающуюся анальным отверстием. В глотке находится характерное для моллюсков образование — *радула*, или терка, приводимая в движение группой мышц и способная

просверливать отверстия в раковинах других животных или отделять куски от растения. Этой терки нет только у двустворчатых моллюсков, которые добывают себе пищу, процеживая морскую воду. Система кровообращения хорошо развита; имеется сокращающееся «сердце», разгоняющее кровь по разветвленным сосудам и незамкнутым пространствам, в которых лежат органы тела. Две «почки», расположенные непосредственно под сердцем, извлекают продукты обмена из крови и выделяют их через поры, находящиеся около анального отверстия. Нервная система состоит из двух пар нервных тяжей, одна из которых идет к ноге, а другая — к мантии. Ганглии этих тяжей, расположенные в переднем конце тела, связаны между собой кольцом нервной ткани, окружающим пищевод и образующим вместе с ганглиями «мозг». Многие моллюски не имеют хорошо развитых органов чувств, но у брюхоногих имеется пара простых глаз, расположенных обычно на отходящих от головы стебельках, а у кальмаров и осьминогов глаза высокоразвиты и способны создавать изображение.

При слове «улитка» обычно возникает представление о спирально завитой раковине, и многие улитки действительно имеют такую раковину; однако у многих других представи-

Рис. 254. Схема строения морского двустворчатого моллюска *Venus mercenaria*.

1 — нога; 2 — ножной ганглий; 3 — ротовые лопасти; 4 — рот; 5 — передняя мышца-замыкатель; 6 — головной мозг; 7 — пищевод; 8 — желудок; 9 — пищеварительная железа; 10 — зубы; 11 — вершина раковины; 12 — левое предсердие; 13 — желудочек; 14 — артериальная луковица; 15 — орган выделения; 16 — кишка; 17 — задний ретрактор ноги; 18 — анальное отверстие; 19 — выводящий сифон; 20 — вводящий сифон; 21 — жабра; 22 — мантия; 23 — раковина; 24 — гонада.



телей того же класса *брюхоногих моллюсков* (Gastropoda), например у блюдечка и абалоне, раковины имеют форму плоских колпачков, а некоторые, например голые слизни и ряд морских улиток, относящихся к *голожаберным* (Nudibranchia), вовсе лишены раковины. На определенной стадии развития у каждого брюхоногого моллюска внезапно происходит своеобразное перекручивание тела, в результате которого анальное отверстие оказывается расположенным над головой. Последующий рост происходит главным образом на дорзальной стороне, обычно с образованием спирального завитка. В результате этого закручивания пространство внутри тела — так называемый висцеральный мешок — ограничено и многие органы утратили билатеральную симметрию.

Другой класс моллюсков — *пластинчатожабрные моллюски* (Pelecypoda), часто называемые *двустворчатыми* (Bivalvia), — характеризуется раковиной из двух створок, соединенных как бы шарниром на спинной стороне и раскрывающихся с брюшной стороны. Такое устройство раковины позволяет животному выставлять наружу топорообразную ногу, с помощью которой оно передвигается, и длинный мускулистый сифон, содержащий две трубки — для входа и выхода воды. Некоторые двустворчатые моллюски, например устрицы, постоянно прикреплены к субстрату; другие довольно медленно ползают в песке или в иле при помощи ноги; третьи просверливают ходы в камне или дереве, создавая себе защищенное жилище, как, например, «корабельный червь»

(*Teredo*), повреждающий сваи на верфях и другие морские подводные сооружения просто-напросто в поисках убежища. Наконец, такие двустворчатые моллюски, как морской гребешок (*Pecten*), плавают с поразительной быстротой, раскрывая и захлопывая створки своей раковины в результате сокращений мышцы-замыкателя (единственная часть тела моллюска, употребляемая человеком в пищу).

Venus mercenaria (рис. 254) и устрицы добывают пищу, процеживая морскую воду, поступающую к жабрам через сифон. Биение ресничек поддерживает ток воды, а частицы пищи, задержанные слизью, которую выделяют жабры, переносятся ко рту. Одна устрица профильтровывает в среднем около 3,5 л морской воды в час.

Самый внутренний, перламутровый слой двустворчатой раковины состоит из углекислого кальция, который откладывают тонкими слоями эпителиальные клетки мантии. Если между раковиной и эпителием оказывается частица постороннего материала, то эпителиальные клетки в порядке защитной реакции откладывают вокруг нее концентрические слои перламутра; в результате образуется жемчужина.

В отличие от других моллюсков кальмары (рис. 253), кораблики и осьминоги, составляющие класс *головоногих* (Cephalopoda), являются активными хищниками. У них образовалась сложная специализированная часть тела с большим, хорошо развитым «головным мозгом» и двумя крупными глазами. Последние поразительно сходны по строению с глазами млеко-

питающих, но развиваются совершенно по-иному — не из выростов головного мозга, а из впячивания кожи. Такого рода независимое возникновение сходных структур, выполняющих сходную функцию, у двух различных, не родственных между собой организмов называется *конвергентной эволюцией*. У кальмара и осьминога нога разделена соответственно на 10 и на 8 длинных щупалец, покрытых присосками для схватывания и удерживания добычи. Рот у этих животных, помимо терки, снабжен двумя крепкими роговыми клювовидными «челюстями» для умерщвления добычи и разрывания ее на части. Мантия толстая, мускулистая и снабжена воронкой. Моллюск всасывает воду, наполняя ею мантийную полость, а затем сокращая мускулатуру стенки мантии, выбрасывает воду через эту воронку; возникающая при этом реактивная сила толкает животное в сторону, противоположную той, в которую обращена воронка.

У головоногих моллюсков имеется так называемый *чернильный мешок*, в котором образуется густая черная жидкость. Эта жидкость осьминога парализует хеморецепторы (обонятельные органы) преследующего его животного.

Раковина кораблика (*Nautilus*) представляет собой плоское, спирально закрученное образование, состоящее из ряда камер, пристраиваемых из года в год; каждый год моллюск переходит в самую крупную, только что пристроенную камеру. Чтобы всплыть на поверхность, *Nautilus* нагнетает в эти камеры газ, близкий по составу к воздуху. Раковина кальмара редуцирована до небольшой тонкой роговой пластинки, находящейся в мантии, а осьминог вообще не имеет раковины.

Мелкие осьминоги хорошо живут в аквариумах и обнаруживают удивительно высокий уровень «умственных способностей». Они улавливают ассоциации между раздражителями и способны вырабатывать адаптивное поведение, которое скорее напоминает поведение позвоночных животных, чем более стереотипные формы поведения, наблюдаемые у других беспозвоночных. Осьминоги питаются крабами и другими членистоногими, которых они ловят и убивают ядовитыми выделениями своих слюнных желез. Они живут среди скал, укрываясь в маленьких пещерках. Наблюдая за плавными движениями осьминогов, трудно догадаться, какой силой обладают их восемь ног. Днем осьминоги обычно прячутся, а вечером выходят на охоту.

Поразительное сходство в развитии моллюсков и кольчатых червей — спиральный тип дробления яйца и формирование личинки тро-

хофоры — навело на мысль об эволюционном родстве этих двух типов и происхождении их от общего предка, обладавшего целомом. Это подтвердилось, когда в 1952 году и позже в материале, извлеченном из тихоокеанского глубоководного желоба у Коста-Рики, были найдены экземпляры примитивного моллюска *Neopilina*. Эти животные длиной около 2,5 см имеют ряд черт, общих с брюхоногими и боко-нервными моллюсками. Но самой замечательной особенностью их оказалось сегментарное расположение некоторых внутренних органов: у них 5 пар мышц-ретракторов, 6 пар нефридиев и 5 пар жабр. Некоторые зоологи истолковали это как указание на сегментарное строение тела их предков, т. е. на то, что организация моллюсков, так же как и кольчатых червей, в своей основе метамерна.

189. ИГЛОКОЖИЕ

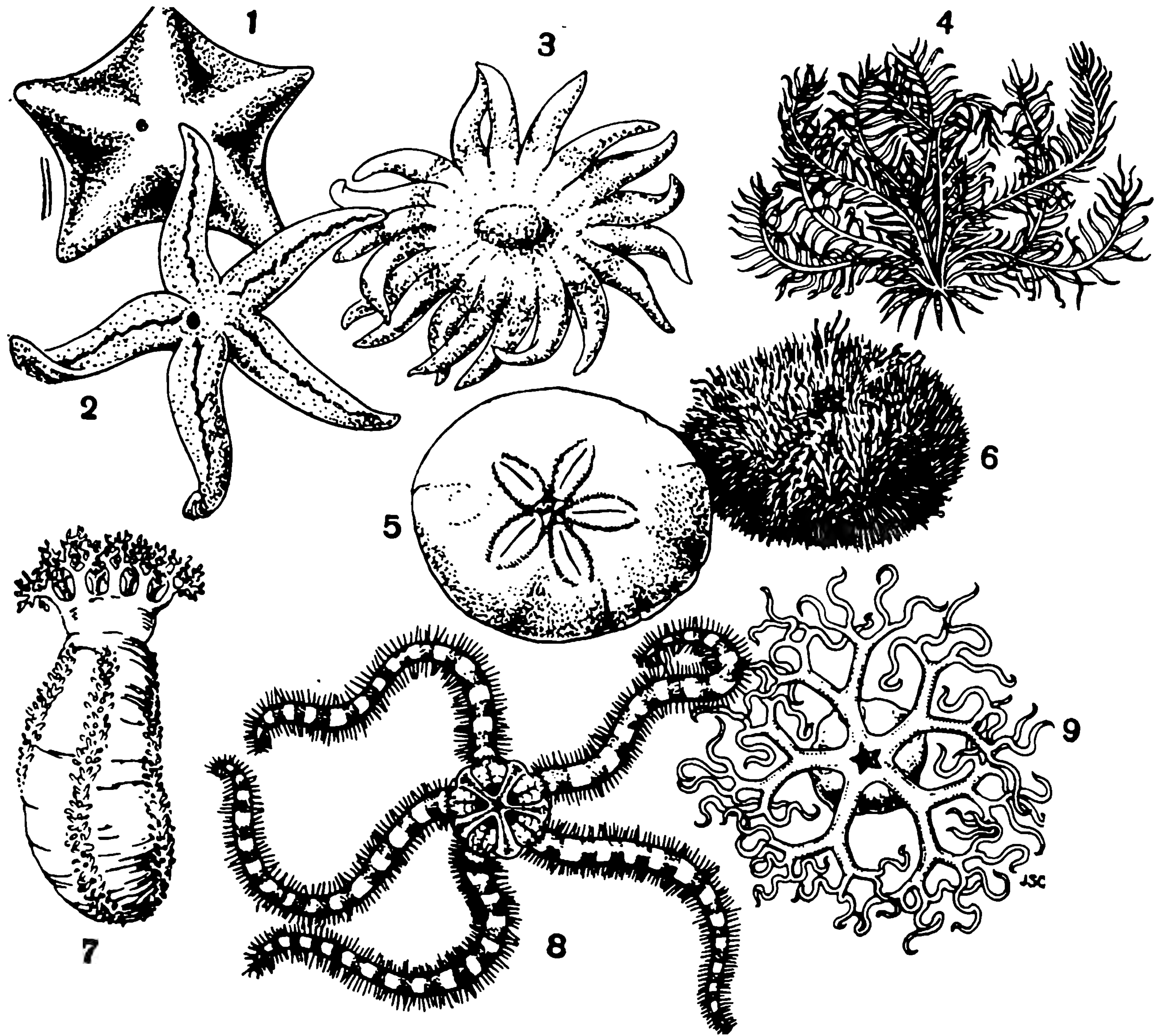
Тип иглокожих (*Echinodermata*), к которому относятся морские звезды, морские ежи, голотурии, офиуры и морские лилии (рис. 255), представляет собой группу животных, радикально отличающихся от всех остальных беспозвоночных. Как это ни странно, они, по-видимому, находятся в близком родстве с позвоночными. У личинок иглокожих и некоторых примитивных хордовых много общего (рис. 259). К иглокожим относится около 6000 видов; все это морские животные, и все они имеют радиальную, а не двустороннюю симметрию.

Тело морской звезды (класс *Asteroidea*; рис. 256) состоит из центрального *диска* и 5—20 или большего числа радиально отходящих от него *лучей*. На нижней стороне диска, в его центре, находится рот. Вся кожа животного как бы инкрустирована мелкими пластинками из углекислого кальция; от некоторых пластинок отходят иглы, часть которых подвижна. Вокруг оснований некоторых игл, особенно тех, которые лежат вблизи нежных кожных жабр, служащих для дыхания, находятся еще более мелкие специализированные иглы в форме щипчиков; приводимые в движение мышцами, они очищают поверхность тела от различных остатков. Для того чтобы передвигаться и нападать на добычу, иглокожие имеют особую, только им свойственную воднососудистую систему, называемую *амбулакральной системой*. Нижняя поверхность каждого луча снабжена сотнями пар *амбулакральных ножек* — полых тонкостенных мышечных трубочек, оканчивающихся присосками; у основания этих ножек находятся округлые мускульные мешочки, называемые *ампулами*. Для удлинения но-

Рис. 255. Некоторые представители пяти классов иглокожих.

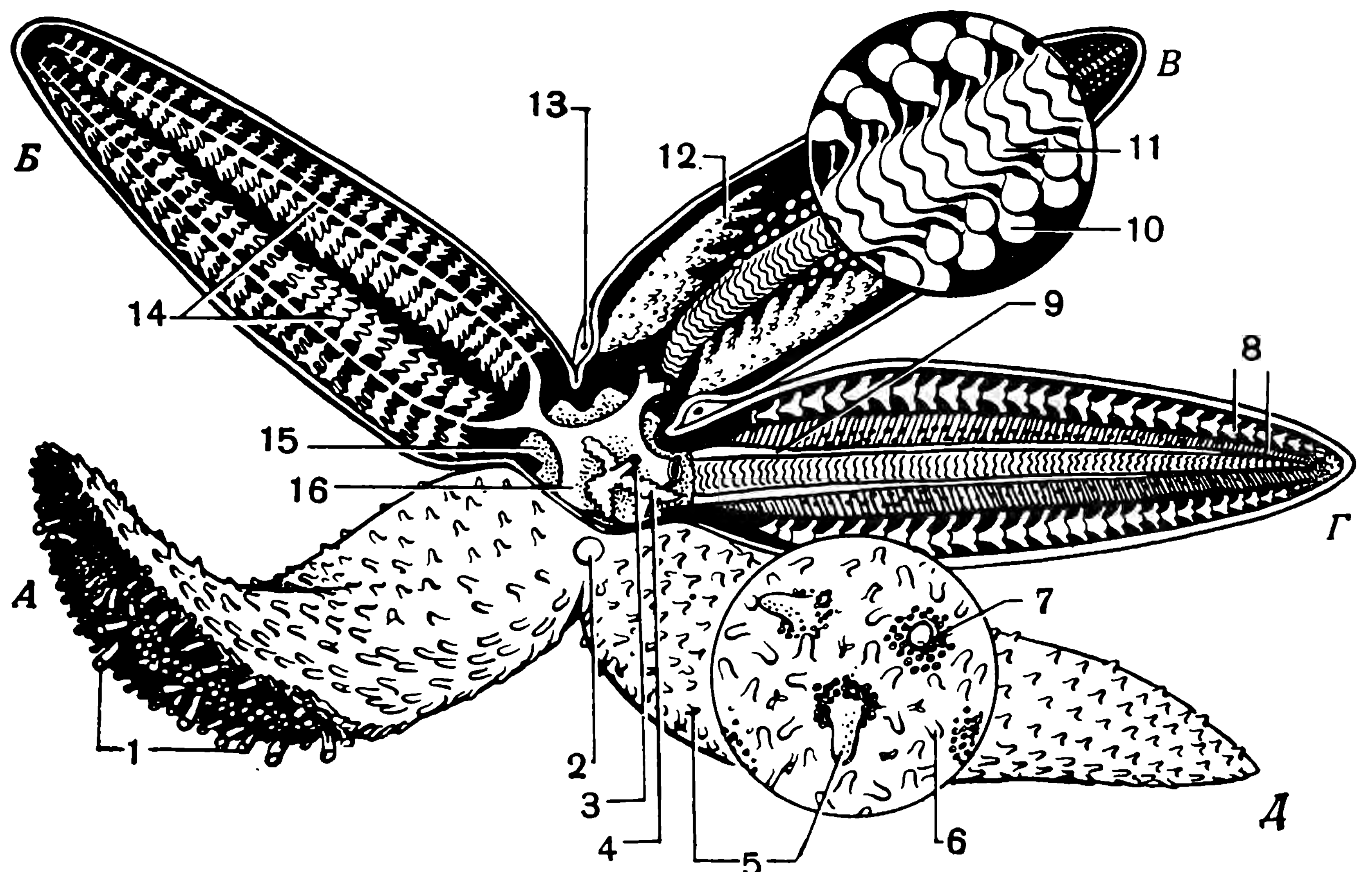
Класс Asteroidea (морские звезды): 1 — *Asterina*; 2 — обыкновенная морская звезда; 3 — *Solaster*. Класс Crinoidea: 4 — морская лилия. Класс Echinoidea (морские ежи): 5 — *Echinarachnius*; 6 — *Strongilocentrotus*.

Класс Holothuroidea (голотурии): 7 — морской огурец. Класс Ophiuroidea (змеехвостки): 8 — *Ophiopholis*; 9 — ветвистая офиура.

Рис. 256. Различные разрезы через лучи *Asterias* (вид сверху).

А. Луч повернут так, что видна нижняя поверхность. Б. Верхняя стенка тела удалена. В. Удалены верхняя стенка и пищеварительные железы (в увеличенном виде — ампулы и амбулакральная пластинка). Г. Удалены все внутренние органы, кроме мышц — ретракторов; видна внутренняя поверхность нижней стенки тела. Д. Верхняя поверхность с сильно увеличенным участком, позволяющим рассмотреть ее структуру.

1 — амбулакральные ножки; 2 — madreporовая пластинка; 3 — анальное отверстие; 4 — ректальный мешок; 5 — иглы; 6 — кожная жабра; 7 — педицеллярии; 8 — скелетные пластинки; 9 — мышца-ретрактор; 10 — ампула; 11 — амбулакральная пластинка; 12 — гонада; 13 — половая пора; 14 — пищеварительная железа; 15 — кардиальный желудок; 16 — пилорический желудок.



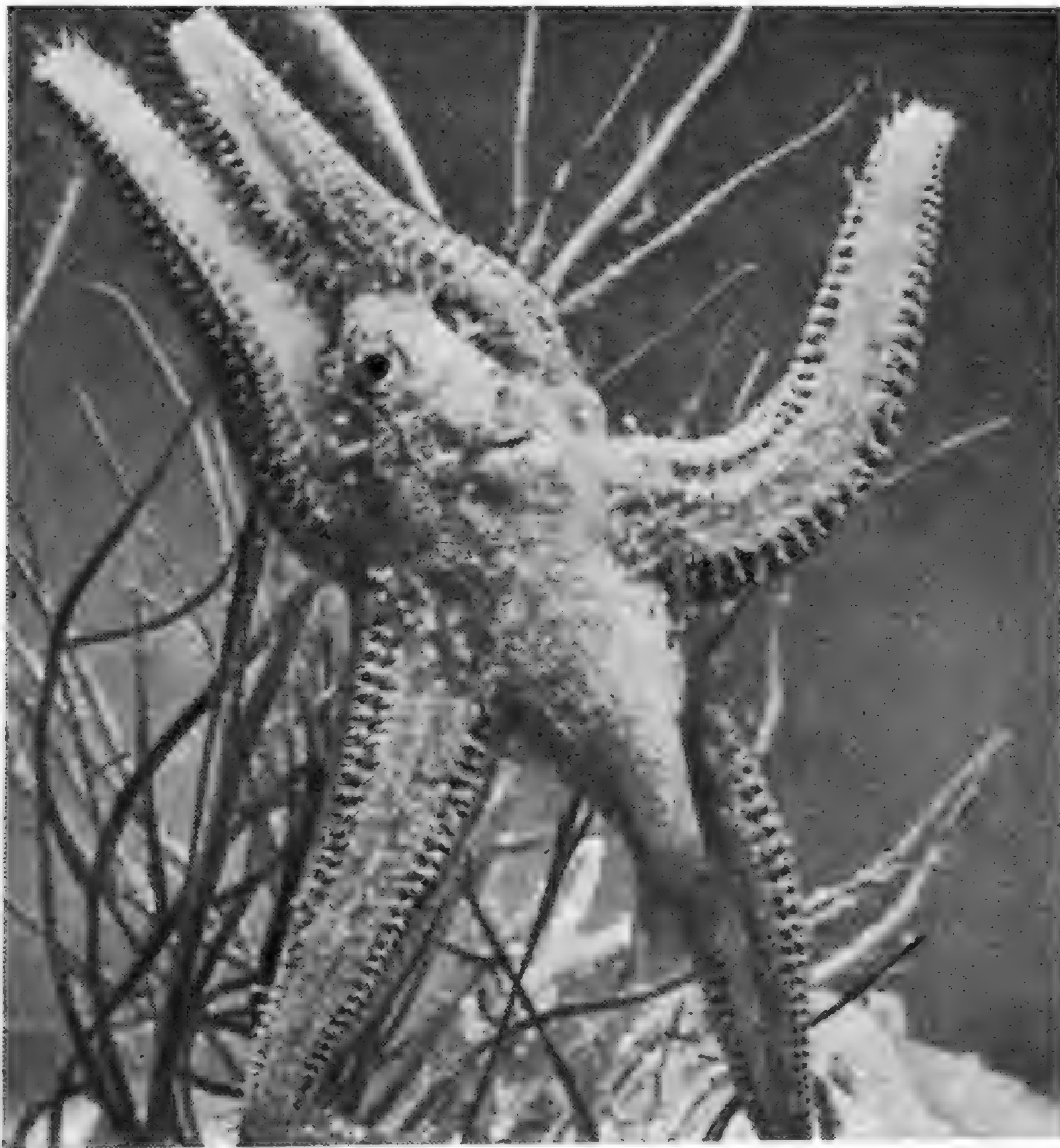


Рис. 257. Обычная морская звезда, поедающая рыбу.

Видны прозрачные доли кардиального желудка. Амбулакральные ножки помогают прижимать рыбу к стенке аквариума.

жек ампулы, сокращаясь, нагнетают в них воду. Укорачиваются ножки в результате сокращения мышц, находящихся в их стенках; при этом вода вытесняется обратно в ампулы. Полости всех амбулакральных ножек сообщаются между собой через *радиальные каналы*, расположенные в лучах, а радиальные каналы в свою очередь соединены *кольцевым каналом*, лежащим в центральном диске. Кольцевой канал соединен так называемым *каменистым каналом* с имеющей форму пуговицы *мадрепоровой пластинкой* на верхней (аборальной) поверхности центрального диска. Эта пластинка пронизана множеством (до 250) пор, через которые полость каменистого канала сообщается с внешней средой.

Нападая на двустворчатого моллюска, морская звезда становится над ним на расставленных лучах, приподнявшись над тем краем раковины, где последняя раскрывается. Затем, присосавшись амбулакральными ножками к двум створкам раковины, она начинает тянуть их в разные стороны. Моллюск, конечно, реагирует тем, что плотно закрывает свою раковину. Морская звезда, пользуясь разными группами ножек попеременно, оказывается более выносливой, чем моллюск, который в конце концов расслабляет мышцу и раскрывает раковину. Тогда морская звезда выворачивает

свой желудок через рот наружу и вводит его в раковину для переваривания моллюска. Позже частично переваренное животное попадает внутрь морской звезды и подвергается дальнейшему перевариванию в железах, расположенных во всех лучах. Амбулакральная система не позволяет морской звезде двигаться быстро, но, поскольку это животное питается медленно передвигающимися или прикрепленными двустворчатыми моллюсками (например, устрицами), ему не нужна быстрота нападения, необходимая большинству хищников. Морская звезда иногда ловит и поедает мелких рыбок (рис. 257).

У иглокожих нет специальных систем органов дыхания и кровообращения; обе эти функции несет жидкость, наполняющая большую целомическую полость и омывающая внутренние органы. Нет и особой выделительной системы; продукты обмена выводятся из организма путем диффузии. Нервная система состоит из кольца нервной ткани, окружающего рот, и нервных тяжей, отходящих от этого кольца в каждый луч. Нет никакого скопления нервных клеток, которое можно было бы назвать «мозгом».

Представители второго класса иглокожих — змеехвостки, или офиуры (*Ophiuroidea*), — тоже имеют центральный диск, но лучи у них длин-

ные и тонкие, что позволяет им быстро двигаться. Поврежденные лучи отбрасываются и заменяются новыми.

Морские ежи (Echinoidea), составляющие третий класс иглокожих, похожи на живые подушечки для булавок; шаровидное тело их несет длинные подвижные иглы, между которыми выдвигаются амбулакральные ножки. У этих существ известковые пластинки кожи слились и образовали сферическую раковину, в центре нижней поверхности которой находится рот. Амбулакральные ножки, собранные в пять полос на поверхности раковины, длиннее и тоньше, чем у морских звезд, но в остальном амбулакральная система имеет такое же строение.

Следующий класс иглокожих составляют *голотурии*, или *морские огурцы* (Holothuroidea); последнее название соответствует их виду: многие из них зеленого цвета и похожи по величине и форме на корнишоны. Как и у представителей ряда других типов, рот этих животных окружен кольцом щупалец; как и морские звезды, они обладают амбулакральной системой, а у некоторых видов есть и наружные амбулакральные ножки. Тело голотурии представляет собой полый мускулистый мешок. При неблагоприятных условиях (высокая температура, недостаток кислорода, чрезмерное раздражение) тело голотурий сильно сжимается и весь пищеварительный тракт выбрасывается наружу. Когда условия вновь становятся благоприятными, у голотурии вырастает новый пищеварительный тракт.

Морские лилии (Crinoidea) несколько похожи на морскую звезду, перевернутую ротовой стороной вверх; их тонкие лучи направлены кверху, а тело прикреплено к морскому дну стебельком. Ископаемых видов гораздо больше, чем ныне живущих.

190. ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (Hemichordata)

Полухордовые — небольшая группа червеобразных морских животных, живущих в песке или иле. На переднем конце тела у них имеется короткий мускулистый *хоботок* конической формы, соединенный тонкой шейкой с *воротником*, за которым идет длинное, довольно мягкое червеобразное тело цилиндрической формы (рис. 258). Рот расположен на нижней стороне тела перед самым воротником, а непосредственно позади воротника находится глотка с многочисленными жаберными щелями, через которые проходит вода. Роясь в песке, животное питается находящимся в нем органическим материалом. Нервная система в основном пред-

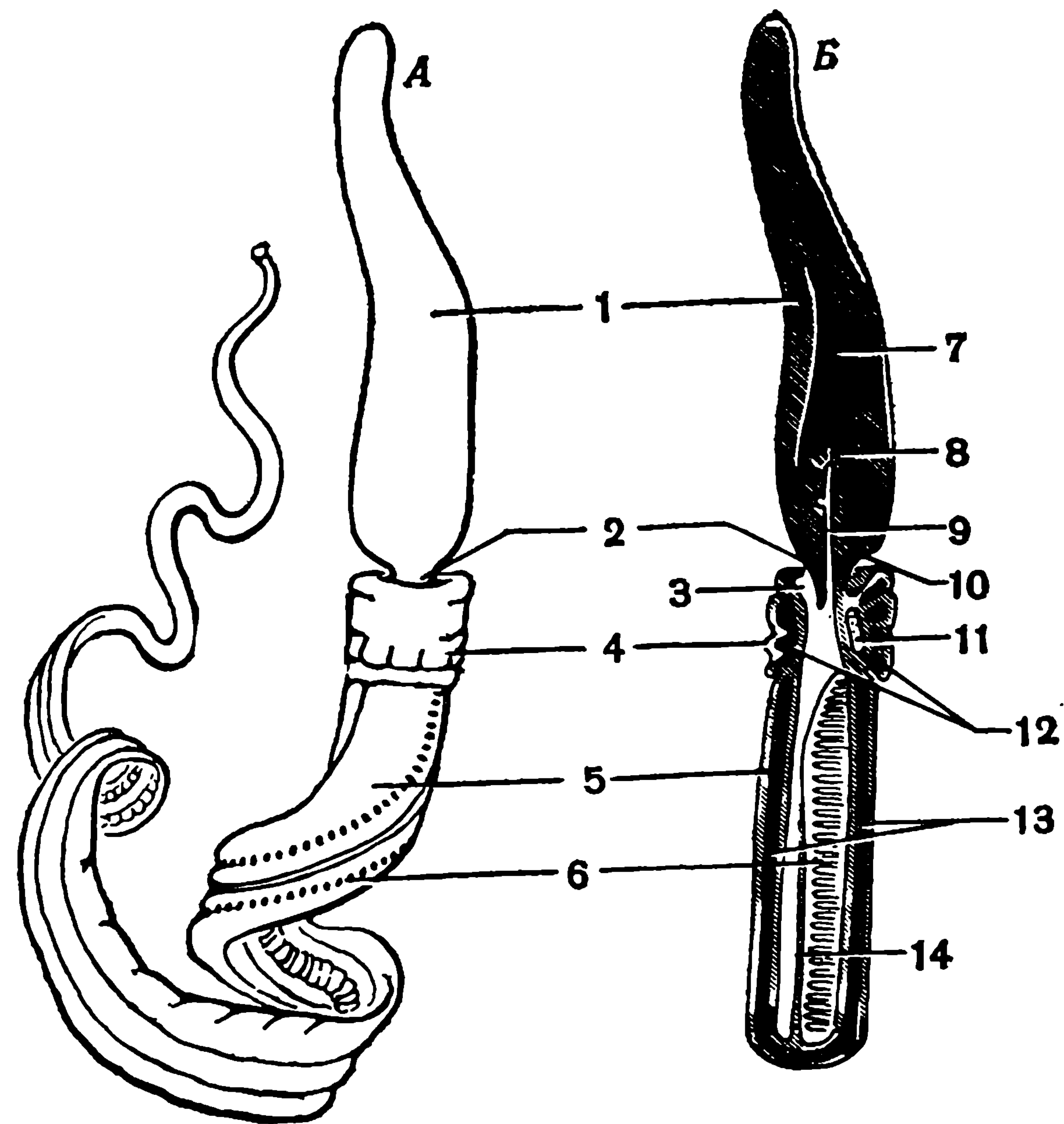


Рис. 258. *Saccoglossus* — представитель типа Hemichordata.

А — Общий вид. Б. Схематический разрез через переднюю часть тела. Боковая складка подразделяет глотку на брюшной канал, по которому проходит песок, и спинной канал, в котором помещаются жаберные щели.

1 — хоботок; 2 — шейка; 3 — рот; 4 — воротник; 5 — передняя часть туловища; 6 — жаберные щели; 7 — целом-1; 8 — клубочек; 9 — стомохорд; 10 — пора хоботка; 11 — окологлоточное нервное кольцо; 12 — целом-2; 13 — целом-3; 14 — боковая складка.

ставлена диффузной сетью, но в переднем отделе тела она сконцентрирована в виде брюшного и спинного нервных тяжей. В воротник входит только спинной нервный тяж, который

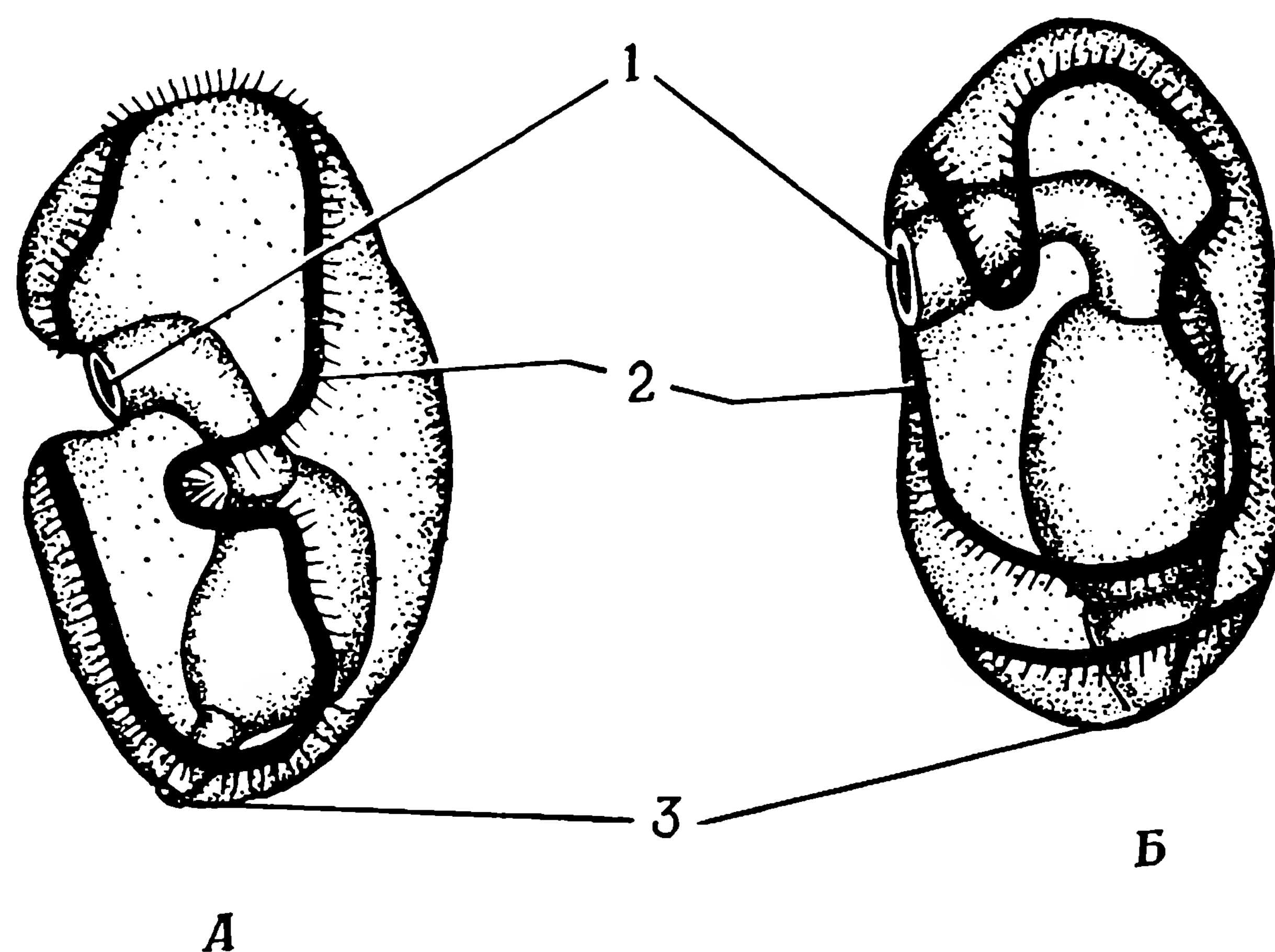


Рис. 259. Сходство строения бипиннарии — личинки морской звезды (А) — и торнарии — личинки баланоглосса (Б).

1 — рот; 2 — пояс ресничек; 3 — анальное отверстие.

там утолщается и становится полым. От переднего конца пищеварительного тракта отходит короткий палочковидный отросток, входящий в полость хоботка,— так называемый *стомохорд*. Личинки некоторых полухордовых очень похожи на личинки некоторых иглокожих (рис. 259), и их нередко путают. Полагают, что это сходство указывает на эволюционное родство обоих типов. Возможно, что полухордовые

в эволюционном отношении близки также к хордовым (только у представителей этих двух типов имеются глоточные жаберные щели).

Приведенное в этой главе описание не исчерпывает огромного разнообразия беспозвоночных животных. Кроме рассмотренных здесь типов, существуют и другие группы беспозвоночных, которых иногда выделяют в самостоятельные типы, а иногда относят к другим типам.

ТИП ХОРДОВЫЕ

191. ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ХОРДОВЫХ

Последний большой тип животных, к которому принадлежит и человек, — это тип хордовых (Chordata). Для этого типа характерно наличие *хорды*, дорзально расположенной *нервной трубки*, парных *глоточных мешков* и *жаберных щелей*. Последние имеются у всех хордовых, если не во взрослом, то хотя бы в эмбриональном состоянии (у высших позвоночных). Помимо рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, составляющих классы подтипа *позвоночных* (Vertebrata) и характеризующихся наличием хрящевого или костного позвоночного столба, к хордовым относятся два подтипа своеобразных мягкотелых морских животных, обладающие некоторыми признаками хордовых и представляющие чрезвычайно большой интерес как возможные связующие звенья между позвоночными и беспозвоночными.

Хорда представляет собой дорзально расположенный продольный тяж, состоящий из массы вакуолизированных клеток, заключенной в волокнистую оболочку. Тургесцентность этих клеток придает хорде значительную жесткость в сочетании с достаточной гибкостью. Хорда предотвращает укорочение тела при сокращении продольных мышц стенки тела и облегчает боковые волнообразные движения тела у рыб при плавании. Нервный тяж, лежащий над хордой, отличается от нервных тяжей беспозвоночных не только своим расположением, но и строением: он одиночный, а не двойной, и представляет собой полую трубку. У хордовых имеются также глоточные мешки, отходящие в стороны от передней части пищеварительного тракта по направлению к стенке тела; эти мешки могут прорываться наружу, образуя жаберные щели. Видимо, ранние хордовые добывали пищу, отцеживая ее из воды, и подобная система мешков и щелей позволяла выпускать воду наружу, концентрируя мелкие частицы пищи в кишке. Вместе с тем хордовые обладают рядом особенностей, общих с некоторыми беспозвоночными: у них три зародышевых листка, тело двусторонне-симметричное и по-

строено по типу двух трубок, вложенных одна в другую, между которыми находится истинный целом, отделяющий кишку от стенки тела.

Позвоночные менее разнообразны и менее многочисленны, чем насекомые, но могут соперничать с ними в отношении приспособленности к разному образу жизни и, пожалуй, превосходят насекомых по способности воспринимать раздражения и отвечать на них. Позвоночные, как правило, — активные животные, у которых сильно выражена *цефализация*, т. е. важнейшие нервные центры и органы чувств сосредоточены в голове.

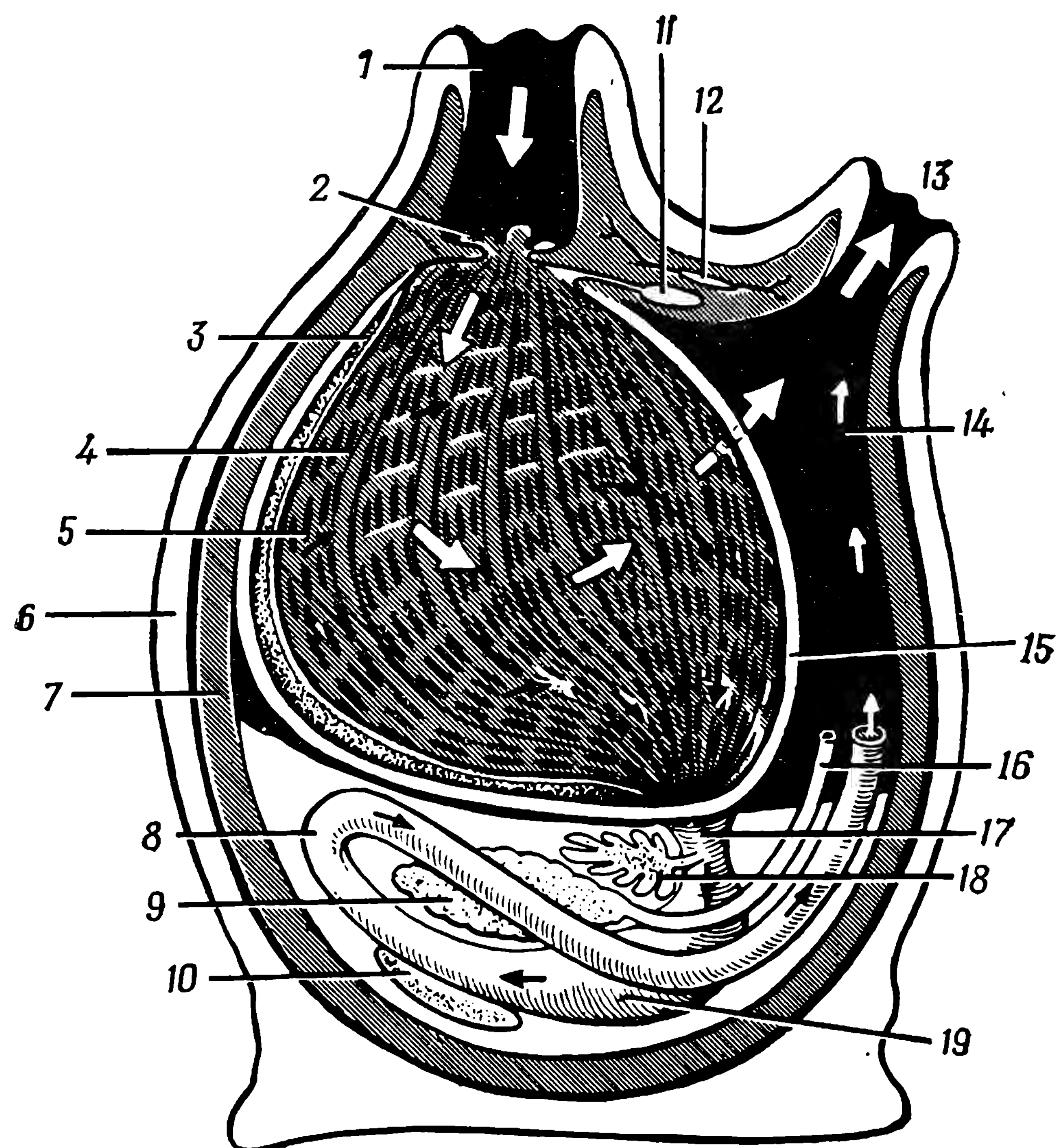
192. ОБОЛОЧНИКИ (Tunicata)

Первый подтип хордовых представлен оболочниками (рис. 260), большинство которых в отличие от остальных хордовых ведут сидячий образ жизни; примитивных представителей оболочников часто принимают даже за губок или кишечнополостных. Однако личинка оболочников, внешне похожая на головастика, обладает строением, типичным для хордовых: у нее есть глотка с жаберными щелями и длинный мускулистый хвост, содержащий нотохорд и спинную нервную трубку. Личинка в конце концов прикрепляется к морскому дну; она теряет хвост, нотохорд и большую часть нервной системы, так что у взрослых оболочников только жаберные щели указывают на возможную принадлежность их к хордовым.

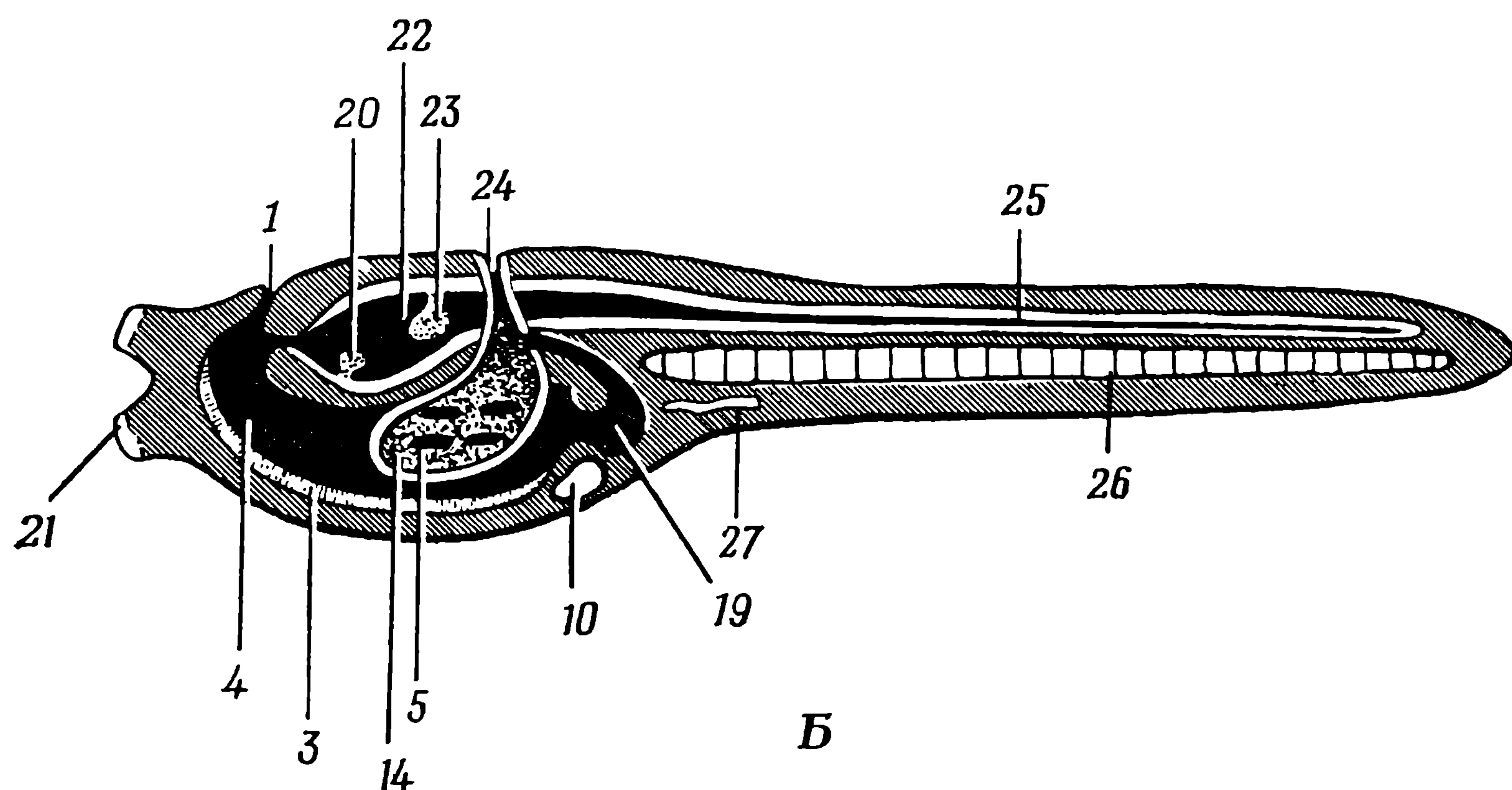
У взрослых форм образуется *туника*, покрывающая все тело; у большинства видов она очень толстая. Интересно, что туника состоит главным образом из особого рода целлюлозы. В ней имеется два отверстия, или *сифона*: *ротовой*, через который вода и пища поступают внутрь, и *клоакальный*, через который вода, продукты выделения и гаметы выходят наружу.

193. БЕСЧЕРЕПНЫЕ (Cephalochordata)

У представителей второго подтипа хордовых — бесчерепных — все три признака хордовых хорошо выражены. У них имеется *хорда*,



А



Б

Рис. 260. Асцидия — представитель оболочников.

А. Схема строения сидячей взрослой формы. Б. Схема строения свободноплавающей личинки.

1 — ротовой сифон; 2 — ротовые шупальца; 3 — эндо-стиль; 4 — глотка; 5 — жаберная щель; 6 — туника; 7 — мантия; 8 — кишка; 9 — гонада; 10 — сердце; 11 — нервная железа; 12 — ганглий; 13 — клоакальный сифон; 14 — атриум; 15 — эпибранхиальный желобок; 16 — половой проток; 17 — пищевод; 18 — пищеварительная железа; 19 — желудок; 20 — отолит; 21 — сосочки прикрепления; 22 — сенсорный пузырек; 23 — глазок; 24 — отверстие клоакального сифона; 25 — нервный тяж; 26 — хорда; 27 — энтодермальный тяж. Большими стрелками показано направление движения воды; маленькими — движение пищи.

проходящая от кончика головы до кончика хвоста, обширная жаберная область со многими парами жаберных щелей и полая нервная трубка (рис. 261). Бесчерепные — небольшие (несколько сантиметров в длину) полупрозрачные рыбообразные животные с сегментированным, заостренным на обоих концах телом, обитающие по всему миру в мелководных участках морей; они либо свободно плавают, либо роются в песке у нижней границы приливной зоны. Питаются они, создавая при помощи ресничек ток воды в ротовую полость и отцеживая микроскопических животных и растительные орга-

низмы. Вода проходит через жаберные щели в *атриум* — полость, выстланную эктодермой. Атриум имеет отверстие — *атриопор*, расположенный на брюшной стороне тела, непосредственно перед анальным отверстием. Для выведения продуктов обмена служат снабженные ресничками *протонефридии*, открывающиеся в атриум в каждом сегменте тела. Внешне несколько похожие на рыб, эти животные гораздо примитивнее последних: у них нет парных плавников, челюстей, развитых органов чувств и головного мозга. Принято считать, что представитель бесчерепных *ланцетник* (*Amphioxus*)

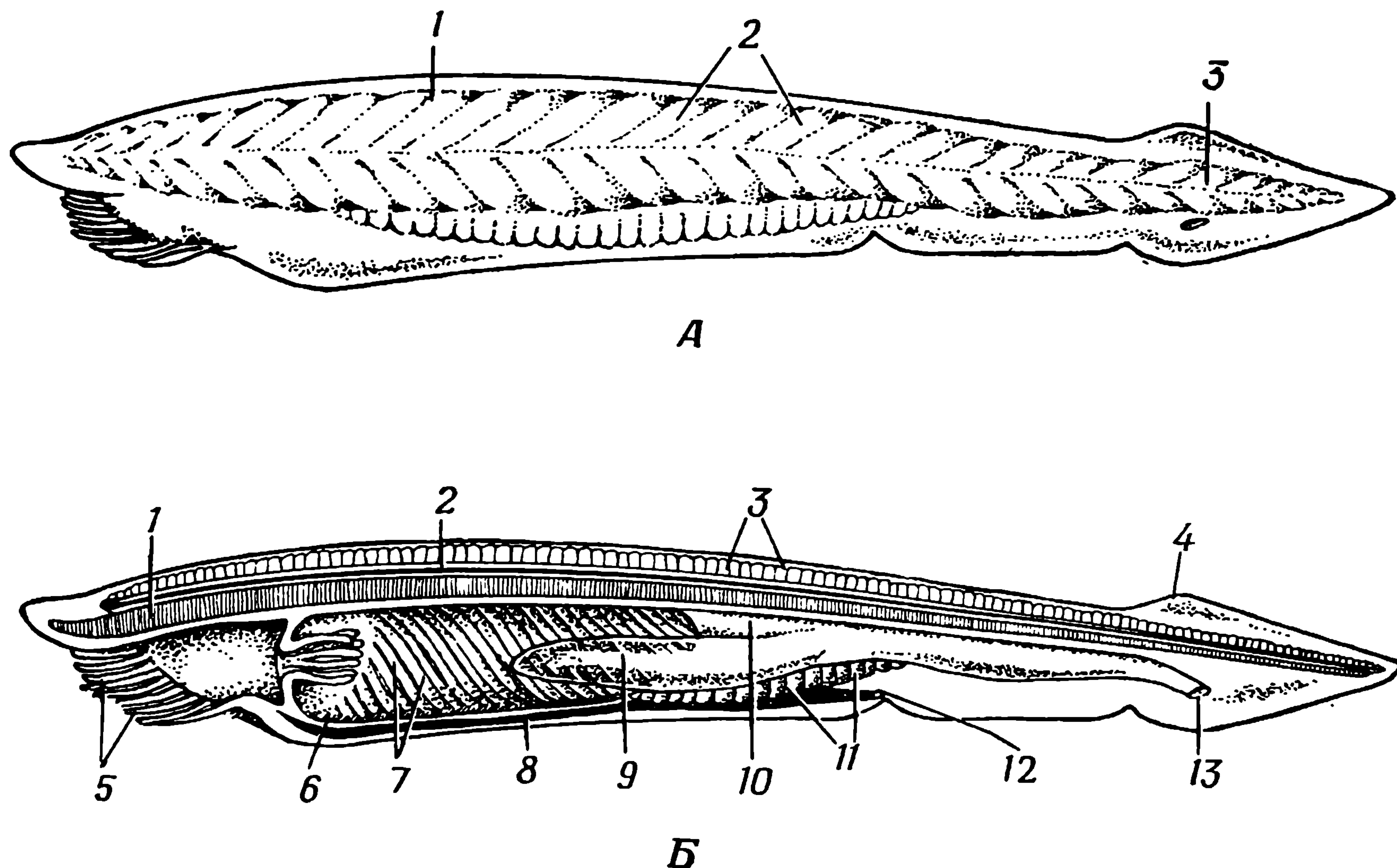


Рис. 261. Ланцетник — представитель бесчерепных.

А. Внешний вид: 1 — спинной плавник; 2 — миотомы (мышечные сегменты); 3 — хвост. Б. Продольный разрез: 1 — хорда; 2 — нервная трубка; 3 — лучи плавника; 4 — хвостовой плавник; 5 — *cirri* (усики); 6 — эндостиль; 7 — жаберные щели; 8 — атриум; 9 — печень; 10 — кишка; 11 — гонады; 12 — атриопор; 13 — анальное отверстие.

довольно похож на то примитивное животное, от которого произошли позвоночные. В отличие от беспозвоночных у ланцетника кровь течет в брюшном сосуде к переднему концу тела, а в спинном — к заднему.

194. ПОЗВОНОЧНЫЕ (Vertebrata)

Позвоночные отличаются от двух перечисленных подтипов низших хордовых тем, что у них имеется внутренний хрящевой или костный скелет, укрепляющий или замещающий хорду. Хорда у всех хордовых представляет собой гибкий несегментированный скелетный тяж, идущий вдоль тела. У позвоночных хорду окружают сегментарные костные или хрящевые *позвонки*. У высших позвоночных хорду можно видеть лишь на ранних стадиях развития: позднее она полностью замещается позвонками. У позвоночных имеется *череп* — костная или хрящевая коробка, окружающая и защищающая *головной мозг* (расширенный передний конец спинной нервной трубки).

Позвоночные имеют пару глаз, развивающихся из боковых выростов мозга. У беспозвоночных, например у насекомых и головоногих моллюсков, могут быть хорошо развитые и отлично функционирующие глаза, но эти глаза развиваются из впячиваний кожи. Еще один признак позвоночных — это пара ушей, которые у самых низших позвоночных служат главным образом органами равновесия. *Улитка*, содержащая клетки, чувствительные к звуковым колебаниям, является более поздним приобретением.

Кровеносная система позвоночных характеризуется тем, что вся кровь заключена в сосуды и приводится в движение сокращением вентрально расположенного мышечного органа — *сердца*. Высшие беспозвоночные, такие, как членистоногие и моллюски, тоже имеют «сердце» (или сердца), но оно находится на спинной стороне тела и нагнетает кровь в открытые пространства тела, называемые *гемоцелом*. Позвоночные обладают так называемой *замкнутой кровеносной системой*; у членистоногих и моллюсков кровеносная система *незамкнутая*, так как у них не вся кровь находится в трубчатых кровеносных сосудах.

К подтипу позвоночных (Vertebrata) относятся следующие классы: круглоротые (Agnatha), к которым относятся миноги; самые ранние челюстные рыбы Placodermi, известные только по ископаемым остаткам; хрящевые рыбы (Chondrichthyes), т. е. акулы и скаты; костные рыбы (Osteichthyes); земноводные (Amphibia), например лягушки и саламандры; пресмыкающиеся (Reptilia), к которым относятся змеи, черепахи, крокодилы и множество ископаемых форм, например динозавры; птицы (Aves) и, наконец, млекопитающие (Mammalia) — теплокровные животные, покрытые шерстью и выкармливающие своих детенышей молоком. Agnatha, Placodermi, Chondrichthyes и Osteichthyes объединяют в надкласс Pisces (рыбы), а Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia — в надкласс Tetrapoda (четвероногие). Мы не располагаем ископаемыми остатками, относящимися к предкам хордовых, поскольку эти предки, несомненно, имели небольшие размеры

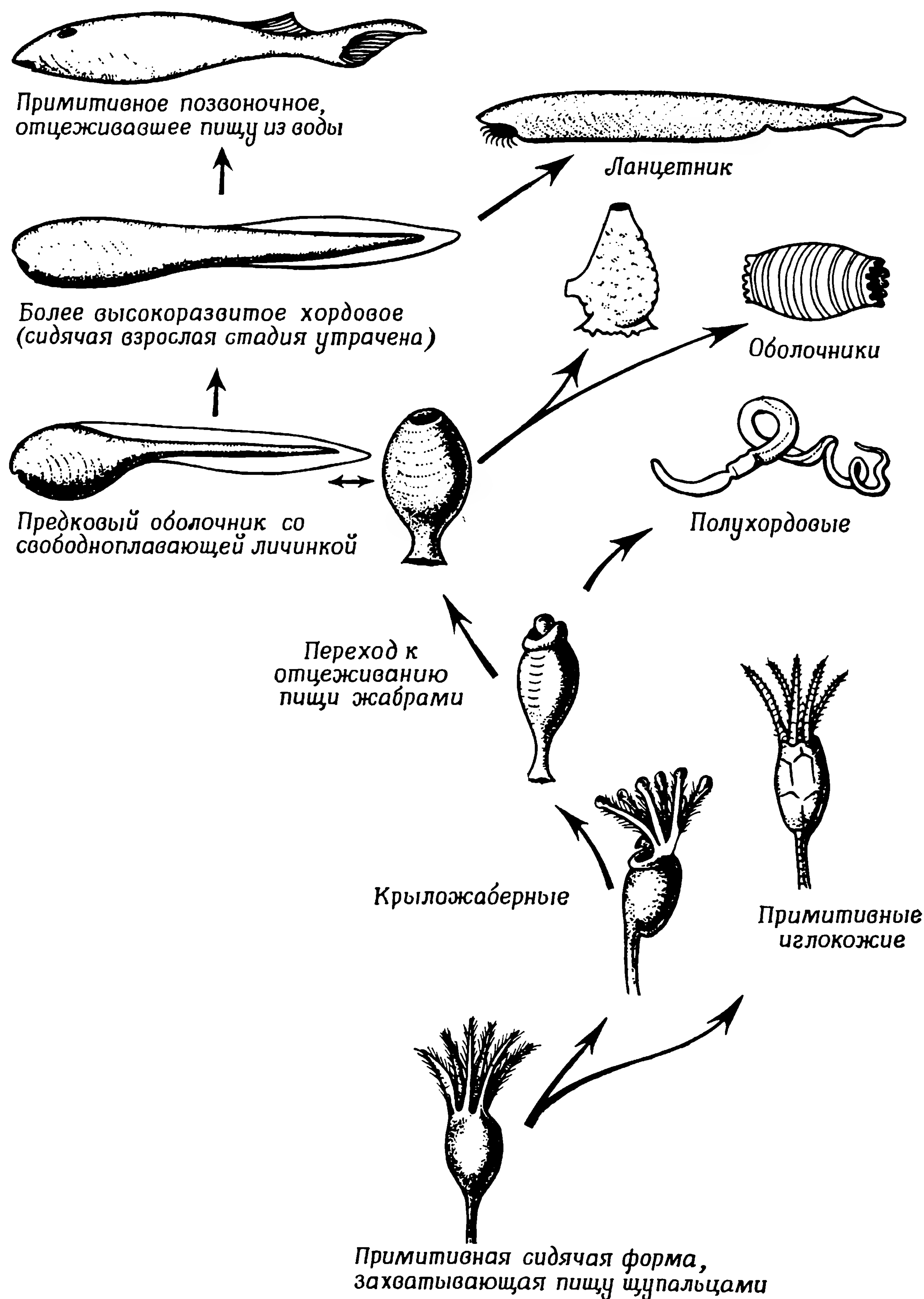


Рис. 262. Одна из гипотетических схем эволюции хордовых.

и мягкое тело. В Шотландии в силурийских отложениях был обнаружен отпечаток животного, похожего на ланцетника. Некоторые палеонтологи видят в этой форме, получившей название *Iamoytius*, примитивное позвоночное.

Теории происхождения хордовых приходится строить на данных иного рода. В настоящее время наиболее распространена теория, согласно которой иглокожие, полухордовые и хордовые имеют общее происхождение (рис. 262). Она основана на поразительном сходстве между личинкой баланоглосса *торнарией* и личинкой морской звезды *бипинна-*

рией (рис. 259), а также на общем сходстве способа образования мезодермы и целома у представителей этих трех типов.

195. КРУГЛОРОТЫЕ (Agnatha)

К круглоротым относятся щитковые (*Ostracodermi*) — самые древние среди ископаемых хордовых (рис. 263) — и современные миноги и миксины (рис. 264). Это «рыбы» с цилиндрическим телом, лишенные челюстей и парных плавников. Миноги и миксины имеют диско-видную присоску вокруг рта, расположенного

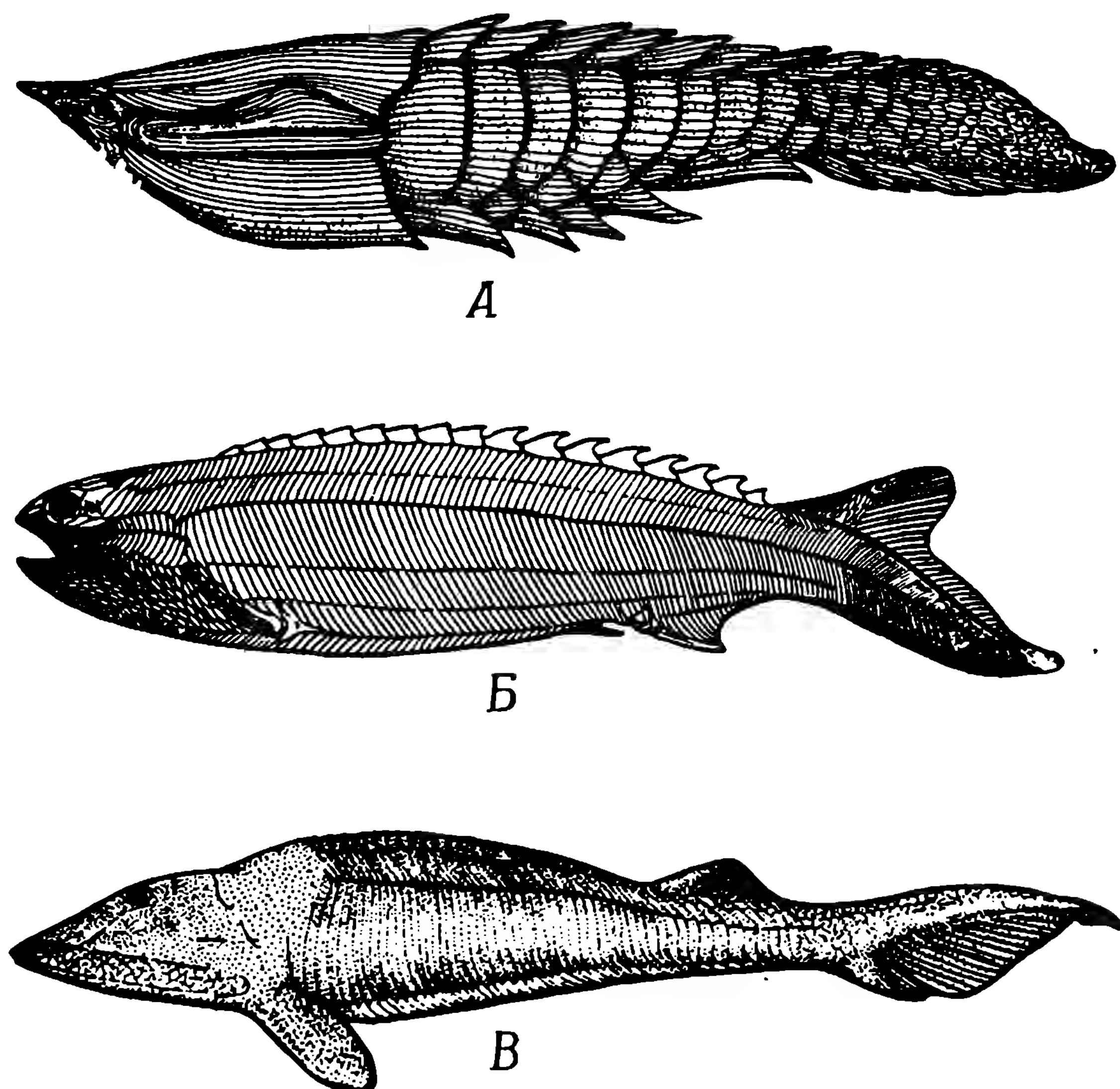


Рис. 263. Три представителя ископаемых щитковых — примитивных бесчелюстных рыб, не имеющих парных плавников.

A. *Anglaspis*. Б. *Pterolepis*. В. *Hemicyclaspis*.

на переднем конце тела с брюшной стороны. С помощью этой присоски они прикрепляются к животным и, пользуясь роговыми зубами на присоске и на языке, пробуравливают кожу, добываясь до крови и мягких тканей, которыми они питаются. Эта группа — единственные паразиты среди позвоночных; миксины, вбуравливаясь в тело хозяина, могут целиком проникнуть в него. Миноги и миксины приносят большой вред рыбному хозяйству, уничтожая таких рыб, как треска, камбала, озерная форель и сиг. В период нереста миноги из океана или озер входят в реки и поднимаются по ним, чтобы метать икру. Они устраивают гнездо, т. е. небольшое углубление в покрытом гравием дне реки, и выпускают в него икру и молоки. Примерно через три недели из оплодотворенной икры развиваются личинки, называемые

пескоройками. Эти личинки, которые, вероятно, больше похожи на предков позвоночных, чем взрослая форма любого из современных позвоночных, скатываются вниз по течению и попадают в какой-нибудь небольшой водоем, где живут в илистом дне в течение нескольких лет. Затем происходит метаморфоз, личинки превращаются во взрослых миног и возвращаются в океан или в озеро.

Самые ранние ископаемые остатки позвоночных принадлежат щитковым (*Ostracodermi*) и найдены в ордовикских отложениях. Это были небольшие рыбообразные животные, не имевшие челюстей и парных плавников и покрытые панцирем, они жили на дне пресных водоемов и добывали пищу, отцеживая ее из воды. Их панцирь состоял из тяжелых костных пластинок на голове и толстых чешуй на туловище и хвосте; вероятно, он служил для защиты от гигантских водных рако-скорпионов (*Eurypterida*). Щитковые продолжали существовать в силурийском и девонском периодах, и от них произошли первые рыбы, обладавшие челюстями, — панцирные рыбы (*Placodermi*).

196. ПАНЦИРНЫЕ РЫБЫ (*Placodermi*)

В силуре и девоне у некоторых потомков щитковых появились челюсти и парные плавники, и эти формы из донных планктоноядных животных превратились в активных хищников. Самыми ранними из рыб, обладавших челюстями, были панцирные акулы, относящиеся к классу *Placodermi* (рис. 265), — большей частью мелкие, покрытые панцирем пресноводные формы с непостоянным числом парных плавников (до 7 пар). Один из самых известных представителей этой группы — *Dunkleosteus* — достигал чудовищных размеров — до 9 м в длину; голова и передняя часть туловища у него были покрыты костным панцирем, но другие части тела оставались незащищенными. Превращение части скелета жаберных дуг в челюсти

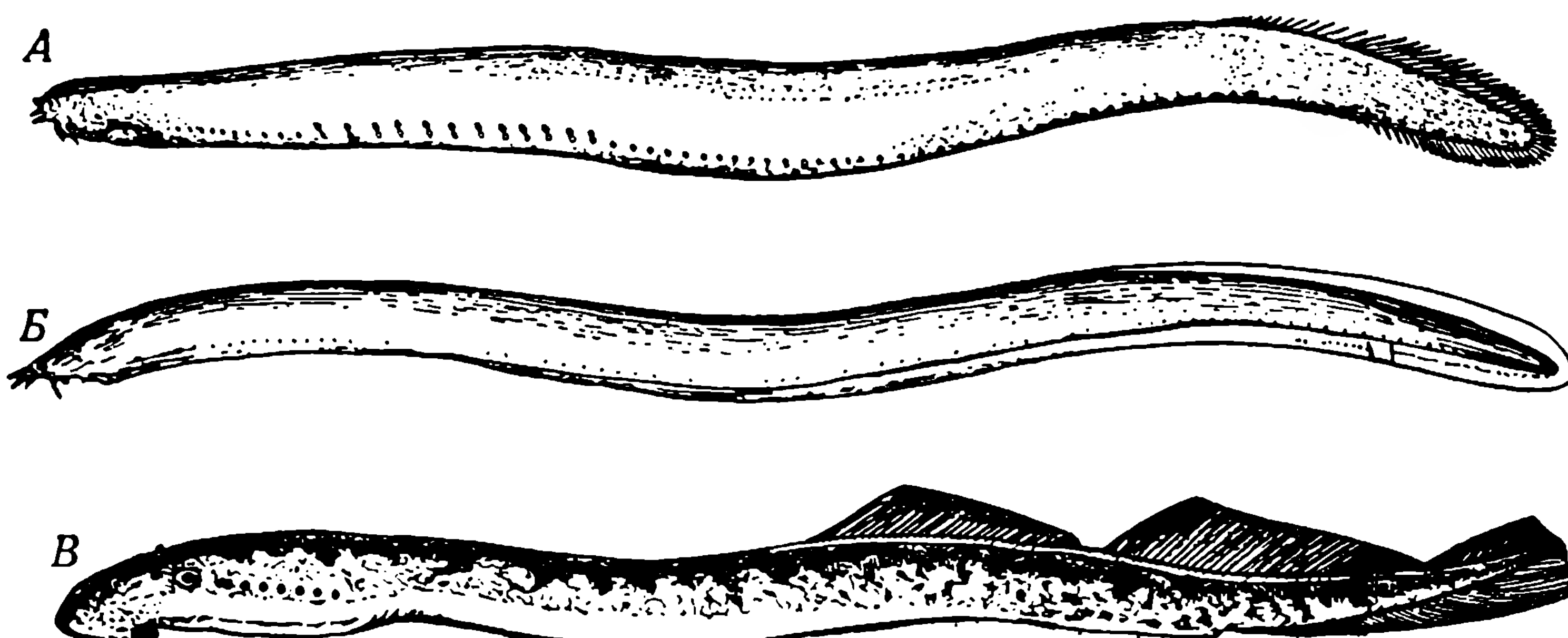


Рис. 264. Представители круглоротых.

А и Б. Миксины. В. Морская минога. Обратите внимание на отсутствие челюстей и парных плавников.

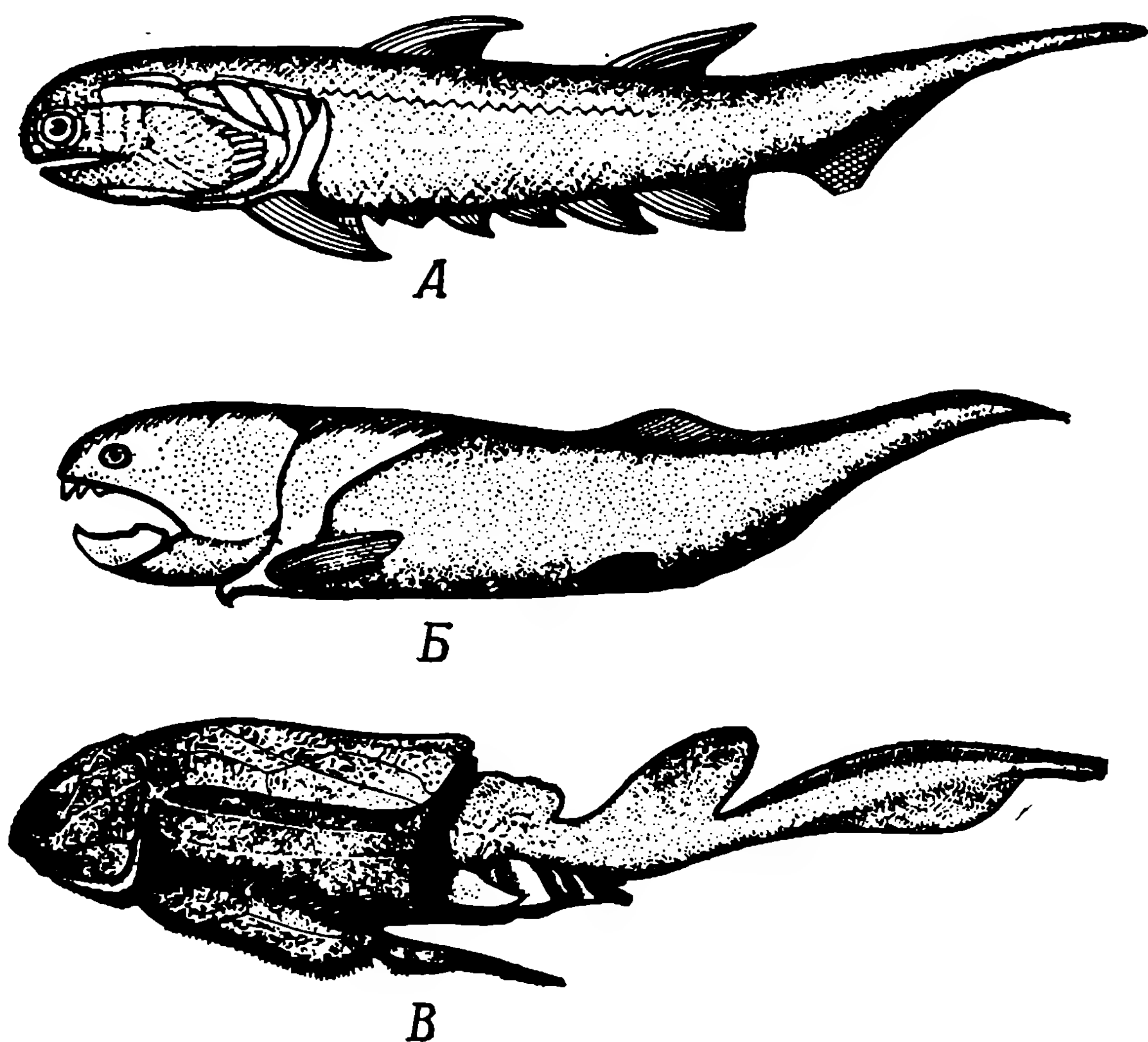


Рис. 265. Три представителя панцирных рыб из девона.

А. *Climatius* — ископаемый хрящевой ганоид с крупными шипами на плавниках и пятью парами дополнительных плавников между грудными и брюшными плавниками. Б. *Dinichthys* — гигантская артодира, достигавшая 10 м в длину; ее голова и грудь были покрыты костной броней, но остальные части тела и хвост были обнажены. В. *Bothriolepis*, обладавший единственной парой сросшихся плавников, выступавших наружу.

дало возможность панцирным акулам и их потомкам приспособиться к новому хищному образу жизни. Вымирание щитковых, несомненно, было следствием успешной эволюции позвоночных, обладавших челюстями.

197. ХРЯЩЕВЫЕ РЫБЫ (Chondrichthyes)

Ostracodermi и Placodermi были главным образом пресноводными рыбами; лишь немногие их представители перешли в океан. Хрящевые рыбы появились в девоне, успешно развивались в море и в большинстве своем остались обитателями океана, хотя несколько видов вторично вернулись в пресные воды.

У хрящевых рыб, к которым принадлежат акулы и скаты, скелет состоит из хряща; иногда скелет бывает пропитан известью. Этот хрящевой скелет представляет собой сохранившийся у взрослых форм эмбриональный признак, так как предки хрящевых рыб во взрослом состоянии имели костный скелет. Собачья акула — обычный объект, используемый на занятиях по биологии, так как основные характерные признаки позвоночных выявляются у нее в простой, ничем не осложненной форме. У всех хрящевых рыб имеется пара челюстей и две пары плавников. Кожа содержит большое количество чешуй, состоящих из наружного слоя — *эмали* и внутреннего слоя — *дентина*.

Выстилка ротовой полости несет такие же чешуи, только более крупные, которые служат зубами. Зубы высших позвоночных гомологичны этим чешуям акул.

У всех рыб, от миног до высших костных рыб, имеются *жабры* с густой сетью кровеносных сосудов и большой поверхностью для поглощения кислорода и отдачи двуокси углерода. У некоторых рыб жабры, кроме того, выделяют соли для поддержания осмотического равновесия между кровью и окружающей водой. Вода входит через рот, омывает жабры и выходит через жаберные щели, непрерывно снабжая организм рыбы растворенным кислородом. У хрящевых рыб имеется от 5 до 7 пар жабр.

У хрящевых рыб нет плавательного пузыря, а их удельная масса выше 1; поэтому, для того чтобы держаться в воде, они должны активно плавать. При этом подъемная сила создается большими грудными плавниками, а отчасти также хвостом, который совершает гребные движения.

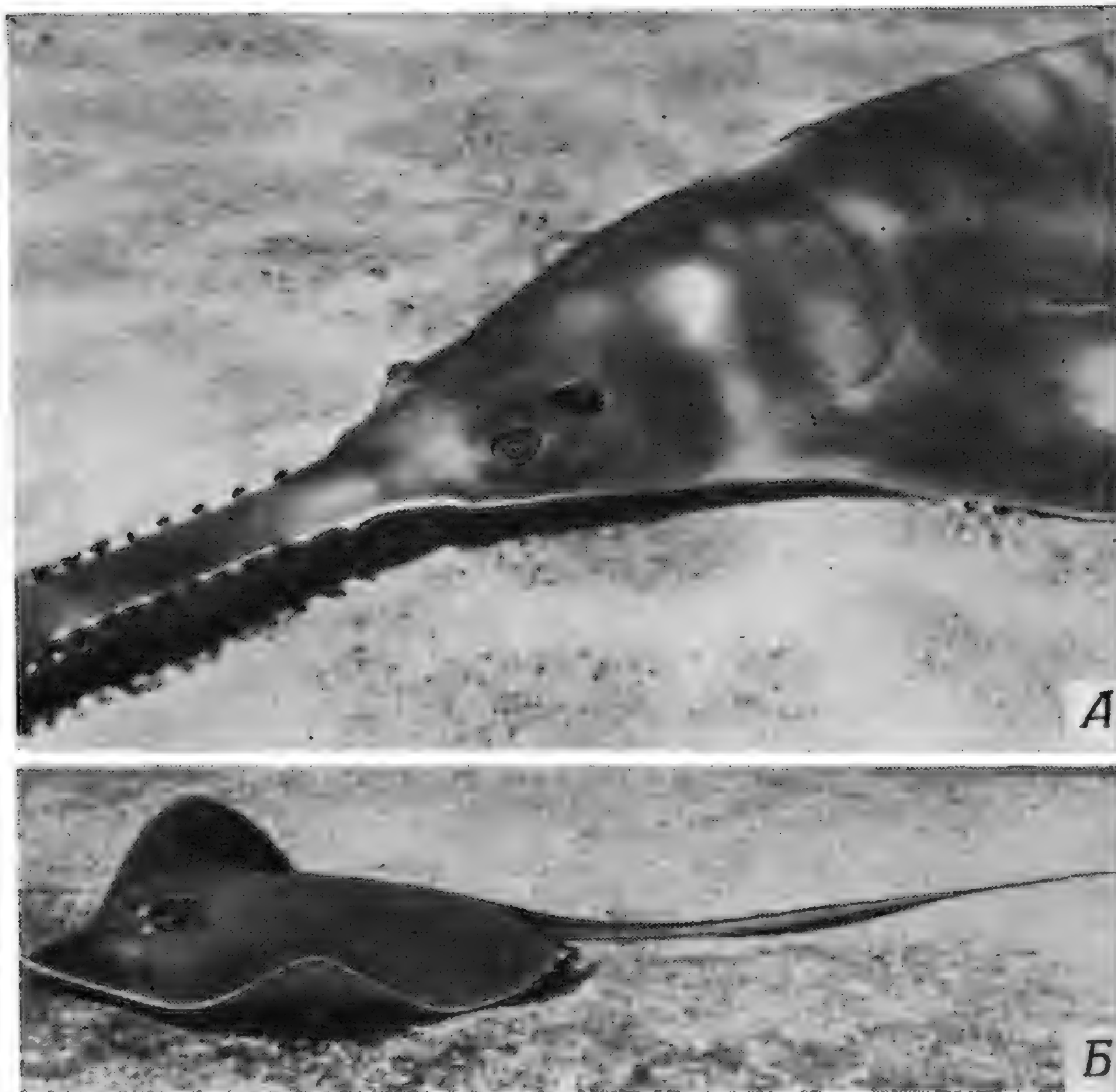
Китовая акула, достигающая 20 м в длину, — самая крупная среди известных рыб, хотя она питается микроскопическими ракообразными и другими планктонными организмами. Акулы — хищники с удлинённым обтекаемым телом, они активно плавают и ловят других рыб. Скаты — медлительные существа с уплощенным телом; они живут, частично зарывшись в песок и питаясь двустворчатыми моллюсками. Огромные грудные плавники ската, волнообразно изгибаясь, перемещают его вперед у самого дна. Скат *Dasyatis akajei* (рис. 266, Б) обладает бичевидным хвостом с зазубренным шипом на конце, которым он может нанести болезненную рану. У электрического ската по обе стороны головы лежат электрические органы; это видоизмененные мышцы, которые могут произвести электрический разряд, достаточно сильный для того, чтобы оглушить довольно крупную рыбу. Кожу акул дубят и используют для изготовления обуви и дамских сумок, а жир из печени акул служит важным источником витамина А. Некоторых акул и скатов употребляют в пищу.

198. КОСТНЫЕ РЫБЫ (Osteichthyes)

К костным рыбам относится множество разнообразных пресноводных и морских рыб, от таких мелких, как гуппи, до таких крупных, как осетры, которые могут весить больше тонны. Ископаемые остатки указывают на то, что костные рыбы произошли от Placodermi независимо от хрящевых рыб и возникли приблизительно в одно время с ними, т. е. костные

Рис. 266.

А. Пила-рыба (*Pristis*). Б. Электрический скат (*Dasyatis*)



рыбы не являются прямым продолжением эволюционной линии хрящевых рыб.

Костные рыбы первоначально возникли в пресных водах, но впоследствии вышли в моря, где тоже стали преобладающей группой. К середине девона у них наметилось разделение на три основных типа: двоякодышащих, кистеперых и лучеперых. У всех этих рыб имелись легкие и панцирь из костных чешуй. Несколько видов двоякодышащих дожили до наших дней, а лучеперые после медленной эволюции на протяжении оставшейся части палеозоя и начала мезозоя разветвились на множество групп и дали начало современным костистым рыбам (Teleostei). Кистеперые рыбы, которых считают предками наземных позвоночных, к концу палеозоя почти вымерли. Раньше считалось, что они исчезли в мезозое, однако в 1939 и в последующие годы в глубинных водах у восточного побережья Южной Африки было поймано несколько экземпляров живых кистеперых рыб почти двухметровой длины (рис. 267).

У большинства костных рыб тело имеет красивую обтекаемую форму; они плавают главным образом за счет сокращений мышц тела и хвоста, в результате которых хвост движется из стороны в сторону наподобие кормового весла. Плавники используются преимущественно в качестве рулей. Почти у всех костных

рыб имеется *плавательный пузырь* — наполненный газом мешок, расположенный в дорзальной части полости тела (рис. 268). Выделяя в плавательный пузырь газы или вновь всасывая их, рыба может изменять среднюю удельную массу своего тела и, таким образом, «парить» в воде на той или иной глубине. Жабры у костных рыб прикрыты твердой защитной костной пластинкой, так называемой *жаберной крышкой*. Скелет состоит большей частью не из хряща, а из кости; голова защищена многочисленными костными пластинками, образующими *череп*. В коже у костных рыб имеются накладывающиеся друг на друга защитные костные чешуйки, которые отличаются от чешуи акул.

Многие костные рыбы, особенно тропические формы, имеют красивую яркую окраску, в которой встречаются красный, оранжевый, желтый, зеленый, синий и черный цвета. Некоторые рыбы, например камбала, способны изменять тон и рисунок окраски тела в соответствии с цветом и характером субстрата и таким образом становятся незаметными для хищников. В процессе эволюции рыб возникло огромное разнообразие размеров, форм и окраски и был выработан ряд интересных приспособлений. Например, у самца морского конька имеется специальная сумка, в которой он носит



Рис. 267. Фотография кистеперой рыбы длиной 1,5 м, пойманной в Индийском океане вблизи Южной Африки в 1952 году.

Обратите внимание на толстые ластообразные плавники.

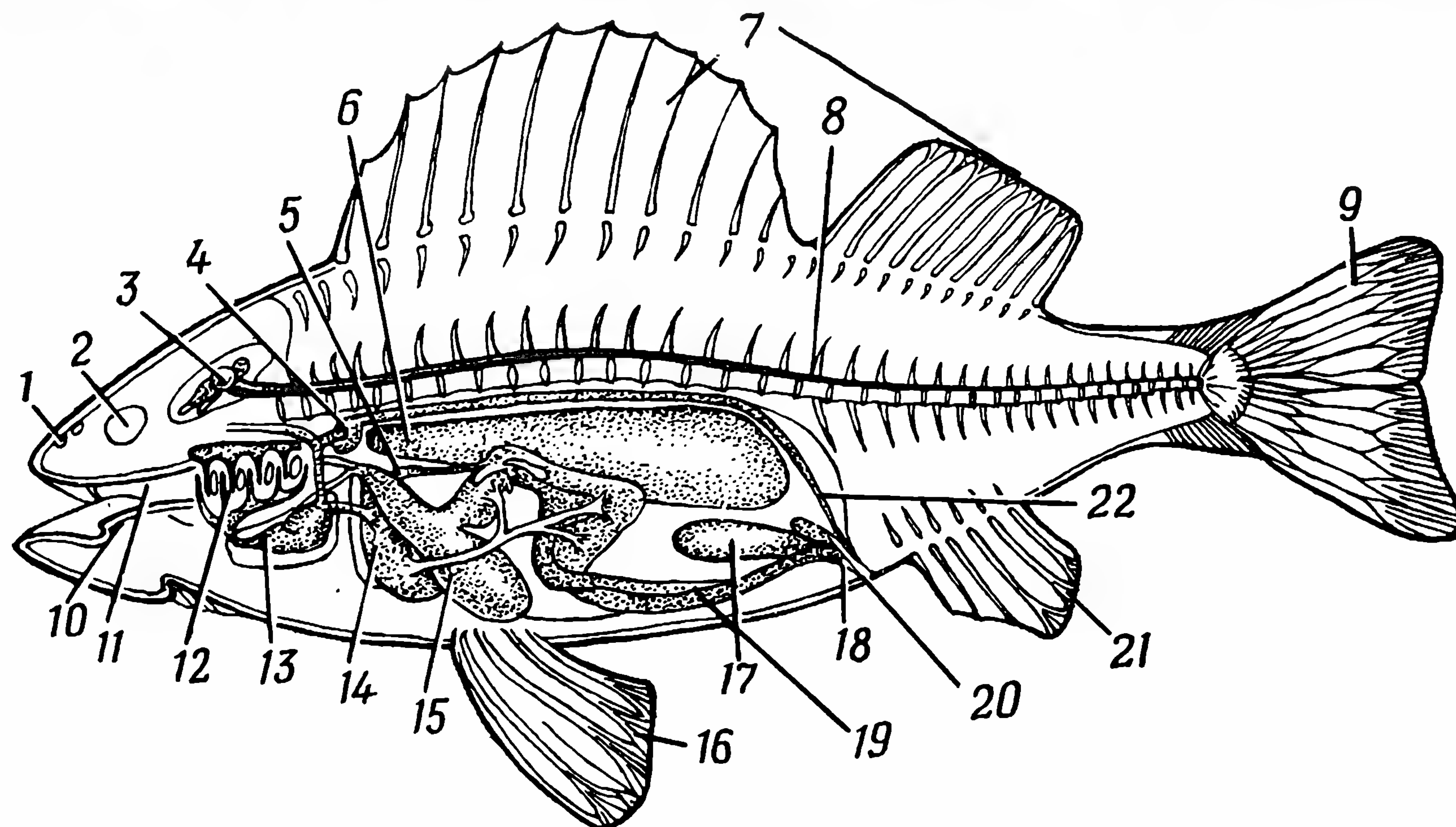


Рис. 268. Схема строения окуня — представителя костных рыб.

1 — ноздря; 2 — глазница; 3 — головной мозг; 4 — почка; 5 — желчный пузырь; 6 — плавательный пузырь; 7 — спинные плавники; 8 — спинной мозг; 9 — хвостовой плавник; 10 — «язык»; 11 — глотка; 12 — жабры; 13 — сердце; 14 — печень; 15 — желудок; 16 — брюшной плавник; 17 — половая железа; 18 — клоака; 19 — кишка; 20 — мочевой пузырь; 21 — анальный плавник; 22 — мочеточник.

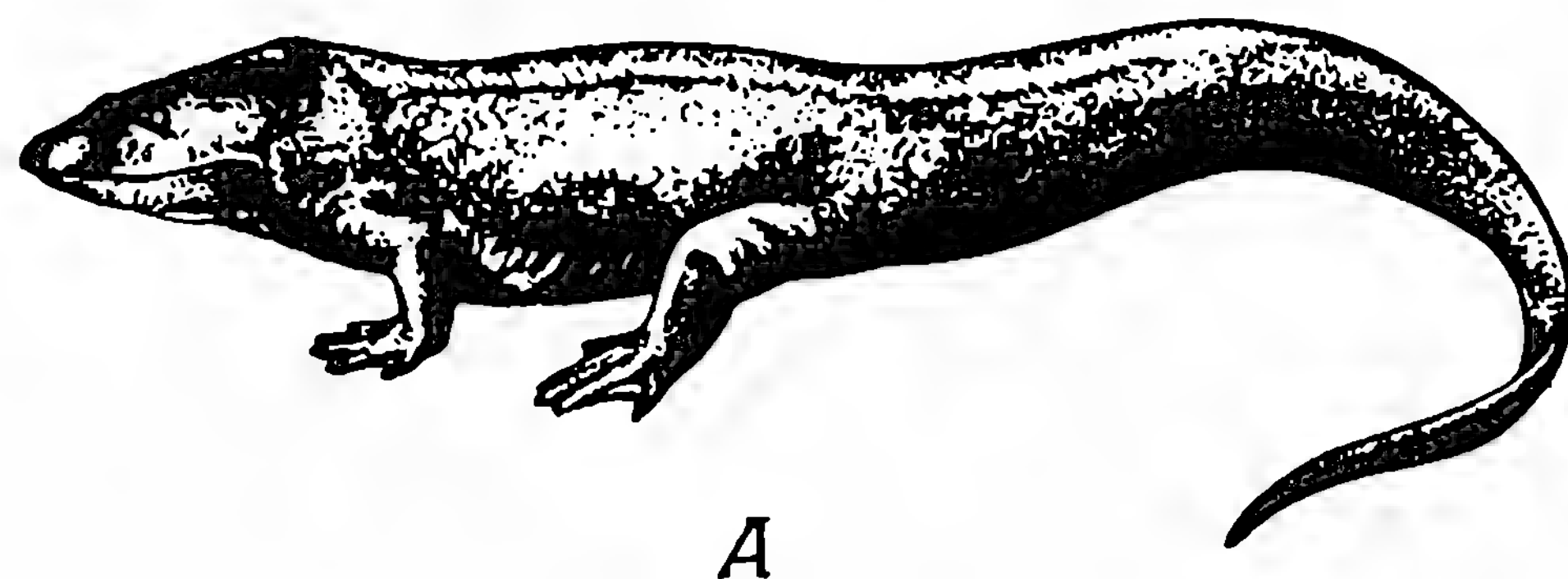
икру, пока из нее не выведутся мальки; у некоторых глубоководных рыб имеются светящиеся органы, служащие для привлечения добычи; самец колюшки строит гнездо из травинок и водорослей, соединяемых нитями из выделяемого им материала, а затем охраняет икру, находящуюся в этом гнезде; угри из рек Северной Америки и Европы мигрируют для нереста в Атлантический океан, в район Бермудских островов. Таких примеров можно привести множество.

Одно время предполагали, что предками наземных позвоночных были двоякодышащие рыбы, но по расположению костей черепа, характеру зубов, строению костного скелета плавников и типу позвонков кистеперые рыбы очень напоминают примитивных амфибий, тогда как двоякодышащие такого сходства не обнаруживают.

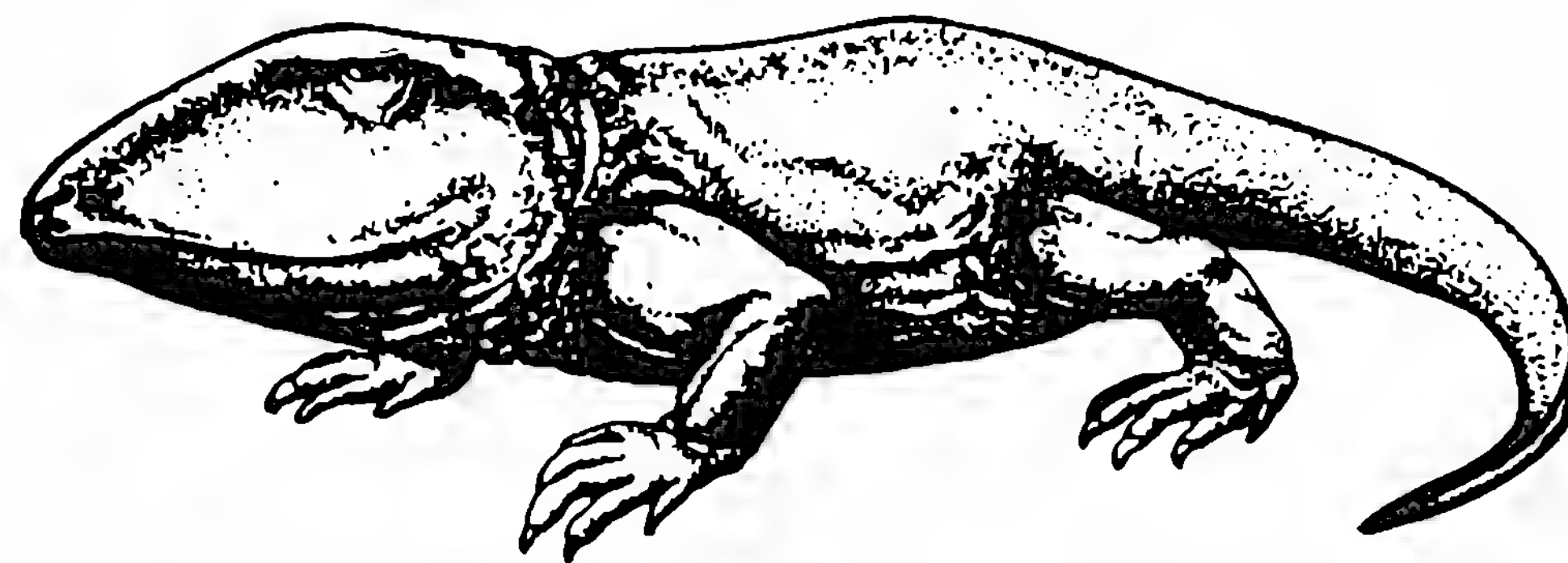
199. ЗЕМНОВОДНЫЕ, ИЛИ АМФИБИИ (Amphibia)

Наземных позвоночных, обладающих четырьмя конечностями, — земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих — объединяют иногда в надкласс Tetrapoda (четвероногие).

Правда, не у всех «четвероногих» имеется четыре ноги (у змей, например, совсем нет ног), однако все они произошли от четвероногих предков. Некоторые четвероногие в настоящее



А



Б

Рис. 269.

А. *Diplovertebron* — примитивное палеозойское земноводное (стегоцефал). Б. *Ophiacodon* — пеликозавр из нижней перми. Хотя пеликозавры относятся к примитивным рептилиям, по некоторым признакам их можно считать первой стадией эволюции млекопитающих.



Рис. 270. Леопардовая лягушка, адаптировавшаяся к светлому (А) и к темному (Б) фону.

время живут в море (например, киты и тюлени), но их предки были наземными формами.

Первыми позвоночными, успешно закрепившимися на суше, были древние амфибии *лабиринтодонты* (рис. 269), весьма похожие на своих предков, кистеперых рыб, но развившие конечности, достаточно сильные для того, чтобы выдерживать массу своего тела на земле. Эти конечности были пятипалыми, и такое строение конечностей сохранилось у всех основных групп высших позвоночных. Существовало много различных групп древних амфибий, но все они вымерли в первой половине мезозоя. От лабиринтодонтов (это были животные различной величины, некоторые достигали размеров крокодила) произошли другие группы примитивных амфибий, а также современные лягушки, тритоны и саламандры и, наконец, ранние рептилии — *котилозавры*. Современные хвостатые и бесхвостые амфибии появились во второй половине мезозоя. Саламандры и тритоны сохранили больше сходства с древними амфибиями, тогда как лягушки и жабы сильно изменились в результате специализации к прыганью.

Хотя некоторые амфибии во взрослом состоянии вполне приспособлены к наземной жизни и могут обитать в сравнительно сухих местах, для размножения им приходится возвращаться в воду. Откладка яиц и выделение спермы, как правило, происходят в воде: оплодотворенные икринки вначале развиваются, используя для питания свой желток, а затем, достигнув стадии личинок или головастиков, дышат жабрами и питаются водными растениями. Через некоторое время происходит *метаморфоз*, и личинка превращается в молодую взрослую лягушку или саламандру, имеющую легкие и конечности. Метаморфоз регулируется *тирокси-*

ном — гормоном, выделяемым щитовидной железой; если удалить щитовидную железу или гипофиз, выделяющий *тиреотропный* (стимулирующий щитовидную железу) гормон, то метаморфоза не происходит. Во время метаморфоза из соответствующих зачатков вырастают конечности; жабры и жаберные щели исчезают, хвост резорбируется; происходит укорочение пищеварительного тракта, рот расширяется, развивается язык; появляются барабанные перепонки и веки, изменяется форма хрусталика. Кроме того, происходит множество биохимических изменений, необходимых для перехода от водного образа жизни к водно-наземному.

У взрослых амфибий функцию газообмена несут не только примитивные легкие: влажная кожа, обильно снабженная сосудами, тоже служит дыхательной поверхностью. Кожа хвостатых амфибий и лягушек лишена чешуи и иногда бывает ярко окрашена. Лягушки способны изменять свою окраску из светлой в темную и обратно (рис. 270). Изменение окраски регулируется *интермедином* (гормоном, стимулирующим меланоциты), выделяемым промежуточной долей гипофиза (разд. 280). Хвостатые амфибии в отличие от лягушек обладают значительной способностью к регенерации утраченных конечностей и хвоста. У некоторых видов лягушек и жаб оплодотворенные яйца развиваются не в воде, а вынашиваются на спине самки, во рту самца или в особом шнуре, намотанном на задние конечности самца.

У многих лягушек, жаб и хвостатых амфибий имеются кожные железы, выделяющие ядовитые вещества. Возможно, что это способствует сохранению вида, отпугивая хищников.

Существует небольшая группа тропических безногих, червеобразных амфибий (*Apoда*), которые живут во влажной земле.

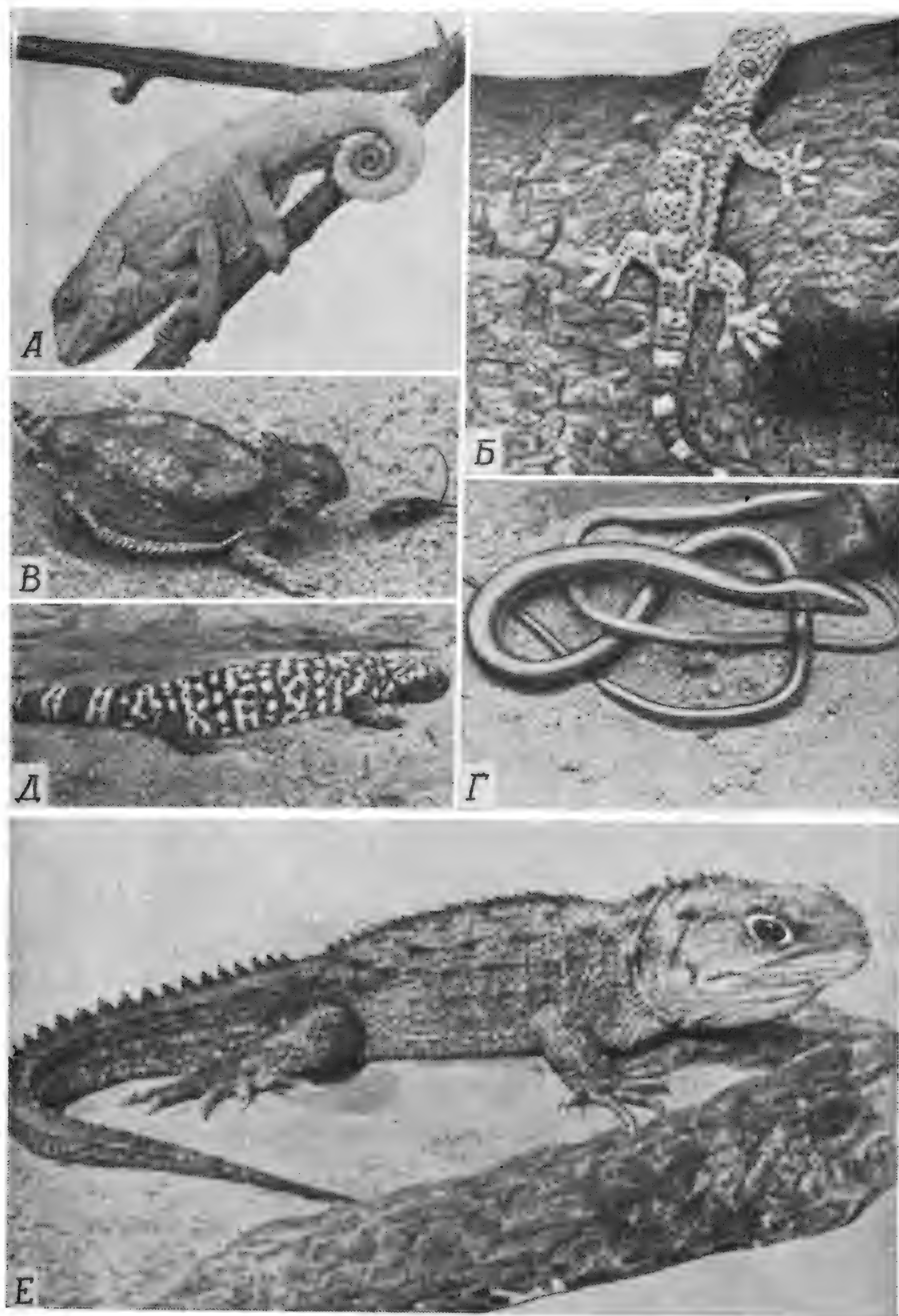


Рис. 271. Адаптивная радиация в группе ящериц.

А. Обитатель Старого Света хамелеон с хватательными конечностями и цепким хвостом, при помощи которых он лазает по деревьям. Б. Геккон, лазающий с помощью присосок на пальцах. В. Жабовидная ящерица *Phrynosoma*, живущая на земле и часто зарывающаяся в грунт. Г. Ящерица желтопузик (*Ophisaurus*), которая также зарывается в землю. Д. Ядозуб (*Heloderma*), составляющий вместе с родственным мексиканским видом единственную группу ядовитых ящериц. Е. Гаттерия (*Sphenodon*), одна из самых примитивных современных рептилий.

200. ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ, ИЛИ РЕПТИЛИИ (Reptilia)

К классу рептилий относится гораздо больше вымерших видов, чем ныне живущих. Это настоящие наземные животные, которым не нужно возвращаться для размножения в воду, как амфибиям. Зародыш развивается в водной среде, заключенной в яйце, которое защищено скорлупой, образующейся в организме самки. Так как сперматозоид не мог бы проникнуть через эту скорлупу, то оплодотворение должно произойти в теле самки до того, как образуется скорлупа. А в связи с этим неизбежно должны были выработаться какие-то средства для перенесения спермы из организма самца в тело самки. У рептилий имеется пенис — мужской половой орган, служащий для этой цели.

Тело рептилий покрыто сухой роговой чешуей, которая защищает животное от потери воды и от хищников. Рептилии дышат только легкими, так как сухая чешуйчатая кожа не может служить органом дыхания. Подобно рыбам и земноводным, рептилии не обладают механизмом регулирования температуры тела и поэтому имеют такую же температуру, как и окружающая среда. В жаркую погоду температура тела у них высокая, обмен веществ протекает интенсивно и они вполне активны. В холодную погоду температура тела понижается, обмен замедляется и животные очень мало подвижны. В связи с этим в странах с теплым климатом рептилии являются гораздо более преуспевающей группой, нежели в холодных странах. К современным пресмыкающимся относятся черепахи, крокодилы, змеи, ящерицы, а также новозеландская гаттерия (рис. 271, E).

Первые рептилии — *котилозавры* — появились во второй половине каменноугольного периода и были похожи на своих предков — лабиринтодонтов. Это были медлительные, ящерицеобразные животные с короткими, напоминающими обрубки ногами, отходившими от тела в горизонтальном направлении. От этих ранних предковых рептилий произошли *пеликозавры* (рис. 269) — хищники с более стройным телом, чем у котилозавров; как полагают, от них в свою очередь по прямой линии произошли млекопитающие. В позднепермское время пеликозавры дали начало другой группе рептилий — *терапсидам* (рис. 272), обладавшим уже некоторыми признаками млекопитающих. Один из представителей этой группы — *Synognathus* — был стройным, легким животным длиной около 1,5 м; его зубы в отличие от однотипных конических, свойственных репти-

лиям, дифференцировались на резцы, клыки и коренные зубы.

В течение мезозоя возникло много различных типов пресмыкающихся, которые затем дивергировали, дав начало еще большему разнообразию форм, и в конце концов вымерли. Известно шесть главных эволюционных ветвей пресмыкающихся. К самой примитивной ветви относятся, помимо древних цельночерепных (котилозавров), *черепахи*, возникшие в перми. У черепах сформировался самый сложный (среди наземных животных) панцирь; он состоит

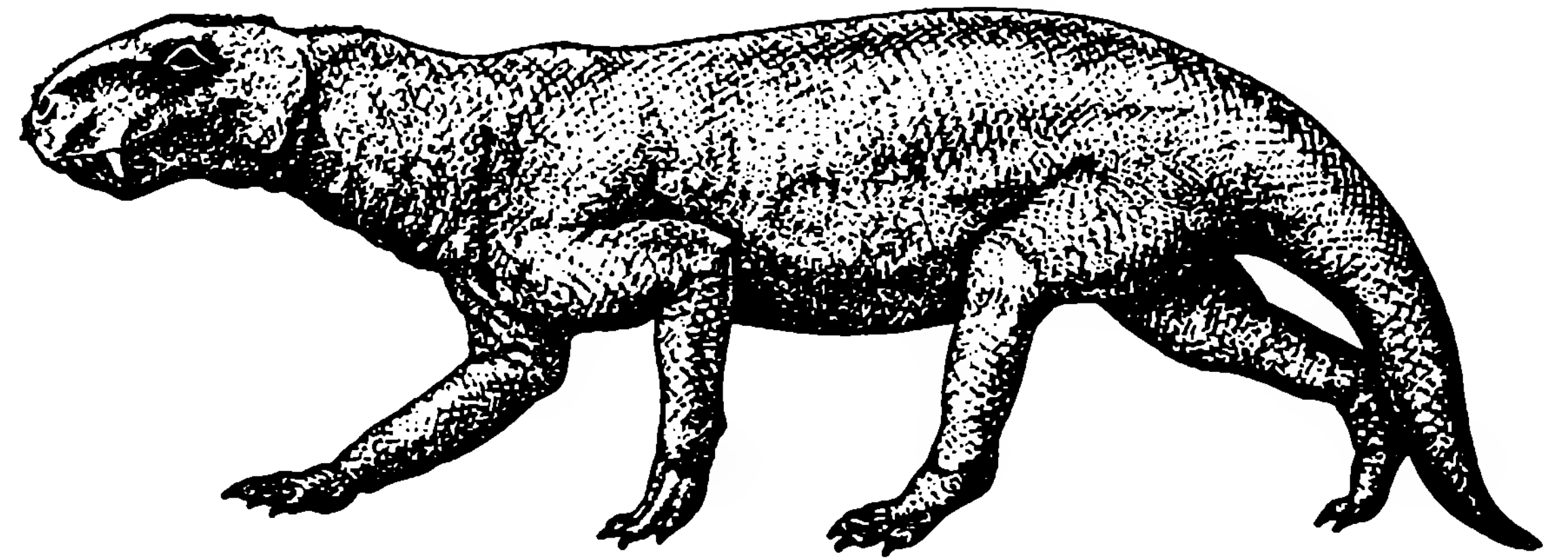


Рис. 272. Рептилия *Лукаенорс* из верхней перми Южной Африки, напоминающая млекопитающее.

из пластин эпидермального происхождения, сросшихся с лежащими под ними ребрами и грудной костью. С этим защитным приспособлением как морские, так и сухопутные черепахи сохранились со времен, предшествовавших эпохе динозавров, претерпев лишь некоторые изменения структуры. Ноги у черепах отходят от тела в горизонтальном направлении, что затрудняет и замедляет движение; этот признак без изменений перешел к ним по наследству от древних цельночерепных.

Вторая группа рептилий, идущая со сравнительно незначительными изменениями от предковых цельночерепных, — это ящерицы (наиболее многочисленные из современных рептилий), а также змеи. У большинства ящериц сохранился примитивный тип передвижения при помощи горизонтально расходящихся ног, хотя многие из них быстро бегают. Как правило, ящерицы имеют небольшие размеры, хотя *индонезийский варан* достигает 4 м в длину, а некоторые ископаемые формы имели длину 8 м. Мозазавры (рис. 273) мелового периода были морскими ящерицами до 12 м в длину, с длинным хвостом, использовавшимся при плавании. В течение мелового периода от предков-ящериц произошли змеи. Существенным отличием змей от ящериц является не утрата ног (у некоторых ящериц также нет ног), а определенные изменения в строении черепа и челюстей, которые позволяют змеям открывать рот достаточно широко, чтобы заглатывать более крупных животных, чем они сами. Пред-



Рис. 273. В течение большей части мелового периода западная часть долины Миссисипи была занята неглубоким морем, не соединявшимся с океаном.

На рисунке изображены три пресмыкающихся, характерных для этого времени и места; в центре — крупный мозазавр длиной около 10 м; справа — гигантская 2,5-метровая морская черепаха; на заднем плане слева летают рептилии рода *Pteranodon*, имевшие короткие хвосты и гребни, которые отходили кзади от черепа.



Рис. 274. Гигантские динозавры мелового периода из западной части Северной Америки.

Показаны два тираннозавра (крупнейшие из плотоядных динозавров), нападающие на травоядного рогатого динозавра трицератопса. Тираннозавр достигал 15 м в длину и 6 м в высоту. Его голова имела до 2 м в длину и была вооружена множеством острых зубов. Передние ноги были слабо развиты и совершенно бесполезны. Этот динозавр ходил на задних ногах, удерживая равновесие при помощи хвоста. Трицератопс был вооружен парным рогом, расположенным на носу, и парой рогов, находившихся над глазами; шею и плечи его покрывали защитные костные гребни. Остальные части тела были покрыты кожистой шкурой, так что животное было защищено только в том случае, если оно находилось лицом к лицу с врагом.

ставителем древней ветви, как-то ухитрившимся дожить до наших дней в Новой Зеландии, является *гамтерия* (*Sphenodon punctatum*). У нее сохранилось несколько признаков от ее предков — котилозавров; один из таких признаков — наличие третьего глаза на верхушке черепа.

Основную группу мезозойских рептилий составляли *архозавры*, единственными ныне живущими представителями которых являются аллигаторы и крокодилы. На одной из ранних стадий своей эволюции архозавры, достигавшие тогда 1 м в длину, приспособились к хождению на двух ногах. Их передние ноги укоротились, а задние удлинились, укрепились и сильно изменили свою форму. Эти животные отдыхали и ходили на всех четырех ногах, но в критических обстоятельствах становились на дыбы и бежали на двух задних ногах, используя свой довольно длинный хвост в качестве балансира. От ранних архозавров произошло много различных специализированных форм, причем некоторые из них продолжали передвигаться на двух ногах, а другие возвратились к хождению на всех четырех. В число этих потомков входят *фитозавры* — водные, аллигатороподобные рептилии, распространенные в триасе; *крокодилы*, которые появились в юре и заменили фитозавров в качестве водных форм, и, наконец, *птерозавры*, или летающие рептилии, к которым принадлежали животные размером с малиновку, равно как и самое крупное из когда-либо летавших животных — *Pteranodon* (рис. 273) с размахом крыльев до 9 м. Летающие рептилии делились на две группы: у одних был длинный хвост, снабженный на конце рулевой лопастью, а у других хвост был короткий. Представители обеих групп, по-видимому, питались рыбой и, вероятно, пролетали большие расстояния над водой в поисках пищи. Ноги этих животных не были приспособлены для стояния, и поэтому предполагается, что они, подобно летучим мышам, отдыхали в подвешенном состоянии, цепившись к какой-нибудь опоре.

Из всех ветвей пресмыкающихся наиболее знамениты *динозавры*, что в переводе означает «ужасные ящеры». Они делились на две основные группы: *птицетазы* и *ящеротазы*.

Saurischia (ящеротазы) впервые появились в триасе и существовали вплоть до мела. Ранние ящеротазы были быстрыми, хищными двуногими формами размером с петуха, добычей которым, вероятно, служили ящерицы и уже появившиеся тогда млекопитающие. В течение юрского и мелового периодов эта группа проявляла тенденцию к увеличению размеров,

достигшую своего наивысшего выражения в гигантском меловом хищнике *тираннозавре* (рис. 274). Другие *Saurischia*, появившиеся в поздне триасовое время, перешли на растительную пищу, снова начали ходить на четырех ногах и в течение юры и мела дали ряд гигантских форм, ведших земноводный образ жизни. К этим самым крупным из когда-либо живших четвероногих животных принадлежат *бронтозавры* длиной до 20 м, *диплодок*, достигавший длины свыше 25 м, и *брахиозавр*, масса которого оценивается в 50 т.

Другая группа динозавров, *Ornithischia* (птицетазы), была травоядной, вероятно, с самого начала своей эволюции. Хотя некоторые из них ходили на задних ногах, большинство передвигалось на всех четырех ногах. Вместо отсутствующих передних зубов у них выработался крепкий роговой чехол, похожий на птичий клюв, который у некоторых форм был широким и плоским, как у уток (отсюда название «уткоклювые» динозавры). Для этой группы характерны перепончатые лапы. У других видов тело было одето панцирем из крупных пластин, защищавшим их от хищных ящеротазов. *Анкилозавр* (рис. 275) имел широкое плоское тело, покрытое костными пластинами и крупными, выступающими на боках шипами. Наконец, у некоторых птицетазов мелового периода сформировались костные пластины вокруг головы и шеи. Один из них, *Triceratops*, имел два рога над глазами и третий над носовой областью (рис. 274).

К двум другим группам мезозойских рептилий, отличающимся как друг от друга, так и от динозавров, принадлежат морские *плезиозавры* и *ихтиозавры* (рис. 276). Первые характеризовались чрезвычайно длинной шеей, составлявшей более половины длины животного (около 15 м). Туловище у них было широким, плоским, напоминающим туловище черепахи, а хвост коротким. Плезиозавры плавали при помощи ластообразных конечностей. Ихтиозавры (рыбоящеры) внешне походили на рыб или китов с короткой шеей, большим спинным плавником и хвостом такого типа, как у акулы. Они плавали при помощи быстрых движений хвоста, используя конечности только в качестве рулей. Предполагают, что детеныши ихтиозавров появлялись на свет живыми, вылупившись из яйца в теле матери, так как взрослые особи были слишком специализированы и не могли выходить на сушу для откладки яиц, а в воде яйца пресмыкающихся тонут. Нахождение скелетов детенышей в брюшной полости взрослых ископаемых подтверждает эту теорию.



Рис. 275. Западная Канада в меловой период (примерно 110 млн. лет назад).

Местность была низменной, хорошо орошалась и была покрыта многочисленными болотами. Большинство динозавров были безобидными травоядными формами из группы птицетазых, со строением тазовых костей, характерным для птиц. Изображены утконозоподобные динозавры; справа — три крупные особи без гребней на головах, слева — две разные формы с гребнями. В центре на переднем плане изображен закованный в тяжелую броню анкилозавр, покрытый костными пластинами и шипами, а на заднем плане — высокие стройные животные, напоминающие по общему облику страусов, но с короткими передними лапами и длинным тонким хвостом.

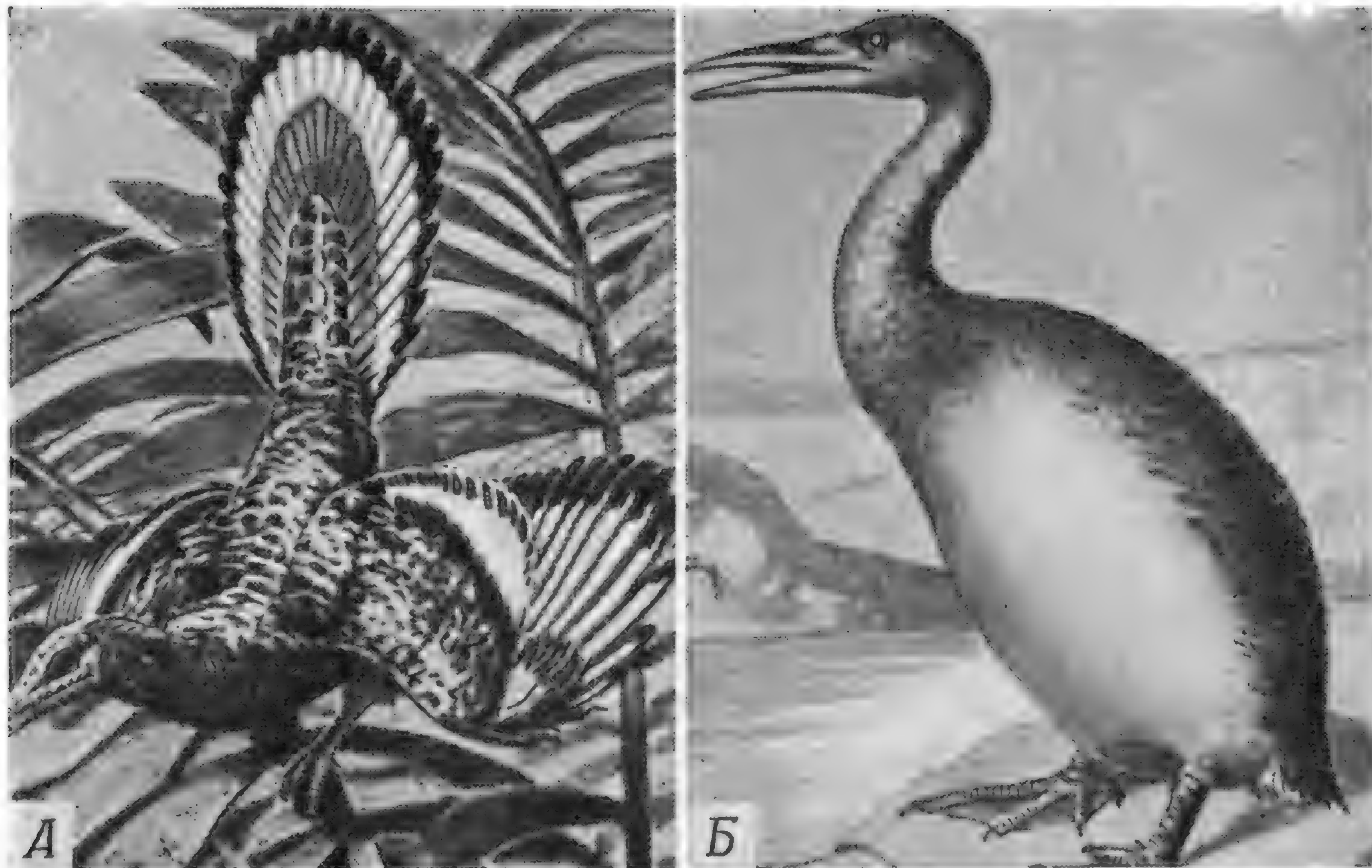


Рис. 276. Сцена у берегов Северной Америки в юрский период (155 млн. лет назад).

Изображены два типа морских рептилий: плезиозавры с длинными шеями, широкими плоскими телами и короткими ластовидными конечностями и ихтиозавры с рыбьими плавниками и хвостами. Обе формы питались рыбой.

Рис. 277. Реставрация ископаемых птиц.

А. Археоптерикс — древнейшая среди известных птиц. Б. Гесперорнис — крупная ныряющая птица мелового периода.



В конце мела вымерло множество пресмыкающихся. Они, очевидно, не смогли приспособиться к значительным изменениям условий среды, вызванным альпийским горообразованием. По мере того как климат становился холодней и суше, исчезали многие растения, служившие пищей травоядным пресмыкающимся. Некоторые травоядные рептилии были слишком громоздки, чтобы передвигаться по суше, когда высохли болота. Более мелкие, теплокровные млекопитающие, которые уже появились, имели преимущество в борьбе за пищу, а многие из них даже питались яйцами рептилий. Вымирание многих рептилий, вероятно, явилось результатом совместного воздействия целого ряда факторов, а не какого-либо одного.

201. ПТИЦЫ (Aves)

Для птиц характерно наличие покрова из перьев, представляющих собой видоизмененные чешуи рептилий; перья уменьшают потерю воды через кожу, снижают отдачу тепла и помогают при полете, создавая несущую поверхность. Птицы и млекопитающие — единственные животные с постоянной температурой тела. Иногда их называют *теплокровными*, а остальных животных — *холоднокровными*, но это неточно, так как у лягушки или змеи в жаркий день температура тела может быть выше, чем у птицы или млекопитающего. У птиц и млекопитающих независимо выработались механизмы для поддержания постоянной температуры тела независимо от сильных колебаний температуры среды. Постоянная темпера-

тура тела позволяет метаболическим процессам протекать с постоянной скоростью и дает возможность животным оставаться активными в холодном климате.

Самая древняя среди известных птиц — *археоптерикс* — была величиной приблизительно с ворону и имела довольно слабые крылья, вооруженные коническими зубами челюсти (как у рептилий) и длинный рептильный хвост, покрытый перьями (рис. 277, А). Птицы произошли не от летающих рептилий — птерозавров, а от группы примитивных динозавров, называемых *текодонтами*. В меловых отложениях были найдены ископаемые остатки двух других птиц — *Hesperornis*, водяной ныряющей птицы, утратившей способность летать (рис. 277, Б), и *Ichthyornis*, сильной летающей птицы величиной примерно с голубя.

Подобно рептилиям, птицы откладывают яйца, оплодотворенные в теле самки. Ноги птиц покрыты такими же чешуями, как и у рептилий; самые первые птицы, известные по ископаемым остаткам, имели зубы того же типа, что и у рептилий. В процессе приспособления к полету у птиц развились полые (пневматические) кости и *воздушные мешки*, которые представляют собой выросты легких, занимающие пространства между внутренними органами. Не все птицы летают; например, пингвины имеют небольшие, похожие на ласты крылья, используемые при плавании. У таких птиц, как страус и казуар, крылья недоразвиты, но хорошо развиты ноги. Птицы приспособились к весьма разнообразным условиям жизни, и разные виды сильно отличаются друг от друга по типу клюва, ног, крыльев и хвоста (рис. 278).

Птицы издавна усиленно изучаются, так как людей всегда интересовали их окраска, пение и поведение. Одна из любопытнейших сторон поведения птиц — ежегодные миграции (перелеты), совершаемые многими видами. Есть птицы (например, золотистая ржанка и полярная крачка), ежегодно перелетающие из Аляски в Патагонию и обратно, покрывая в общем расстояние около 40 000 км. Другие каждую зиму мигрируют всего на несколько сот километров к югу, а некоторые, например виргинский филин или виргинский перепел, вовсе не совершают перелетов. В отношении некоторых птиц, зимующих в Калифорнии, установлено, что стимулом для их весеннего перелета

на север служит увеличение продолжительности дня. Оно каким-то образом воздействует на гипоталамус, который выделяет вещества, действующие на гипофиз. Гипофиз в свою очередь выделяет гонадотропные гормоны, стимулирующие рост семенника или яичника, и повышенное количество половых гормонов, поступающих в кровь, побуждает птицу к перелету.

Польза, которую птицы приносят человеку, довольно разнообразна: птицы уничтожают вредных грызунов, насекомых и семена сорняков; распространяют пыльцу и семена многих растений; гуано (экскременты птиц), отложения которого создаются морскими птицами в некоторых районах, служит ценным удобрением.



Рис. 278. Некоторые представители современных птиц.

А. Пингвины, видоизмененные крылья которых используются как ласты. Б. Брачное поведение у альбатросов. В. Бакланы, птенцы которых достают себе пищу из горла родителей. Г. Американская белая цапля, обитатель болот. Д. Сипуха, схватившая добычу. Е. Глупая крачка на гнезде.

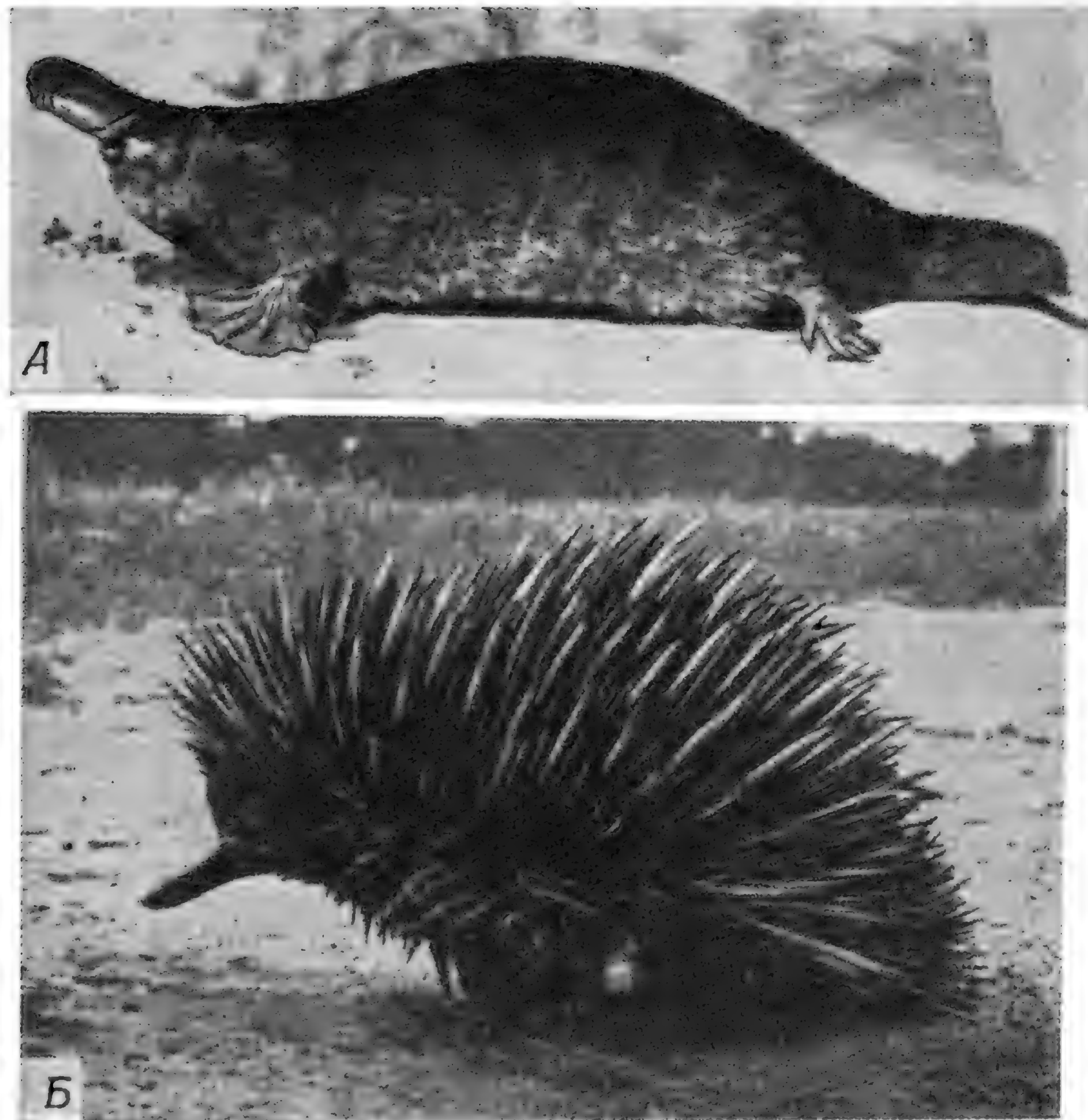


Рис. 279. Два ныне живущих представителя однопроходных яйцекладущих млекопитающих.

А. Утконос с короткой шерстью, перепончатыми лапами, роговым утиным клювом и хвостом своеобразной формы. Б. Ехидна (длина около 45 см), покрытая крепкими острыми иглами, желтыми, с черными концами; ее узкая черная морда имеет цилиндрическую форму, и она добывает себе пищу (главным образом муравьев) при помощи длинного, выбрасывающегося вперед языка, покрытого липкой слюной.

202. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (Mammalia)

Отличительные черты млекопитающих — это волосяной покров, наличие молочных и потовых желез и дифференциация зубов на резцы, клыки и коренные зубы. Эти животные имеют постоянную температуру тела, и их волосяной покров служит изолятором, облегчающим терморегуляцию. Млекопитающие возникли от группы рептилий, называемой Therapsida (рис. 272), вероятно, в триасе. Первыми млекопитающими были яйцекладущие животные, составляющие подкласс *однопроходных* (Monotremata). До нашего времени дожили лишь два представителя однопроходных: *утконос* и покрытая иглами *ехидна* (рис. 279), обитающие в Австралии. Их детеныши после вылупления из яйца питаются молоком, выделяемым молочными железами матери.

Второй подкласс млекопитающих — *сумчатые* (Marsupialia) — тоже представлен главным образом австралийскими животными; к ним относятся, например, кенгуру, сумчатые медведи (коала) и вомбаты. Опоссум, который больше похож на примитивных предковых сумчатых, чем австралийские формы, — одно из немногих сумчатых, встречающихся вне Австралии. Сум-

чатые не откладывают яиц; рождающиеся живыми детеныши весьма слабо развиты, и мать переносит их в сумку, находящуюся у нее на животе, где они заканчивают свое развитие, питаясь молоком, выделяемым молочными железами матери (рис. 280).

К третьему подклассу — плацентарным млекопитающим (Eutheria) — относятся все остальные млекопитающие; для них характерно образование *плаценты*, через которую зародыш получает питание в период внутриутробного развития. Плацента образуется частично из тканей эмбрионального происхождения, а частично из тканей матери; при помощи плаценты эмбрион получает питательные вещества и кислород и освобождается от продуктов обмена. Детеныши рождаются живыми; в момент рождения они более развиты, чем новорожденные сумчатые.

Плацентарные млекопитающие произошли в меловом периоде от мелких насекомоядных древесных предков, похожих на современных землероек. Некоторые из этих предковых млекопитающих сохранили древесный образ жизни и через ряд промежуточных форм дали начало приматам — обезьянам и человеку. Другие жили на земле или под землей, и в эпоху па-



Рис. 280. Самка кенгуру с детенышем в сумке.

леоцена у них были конические рептильные зубы, пятипалые конечности и небольшой мозг; кроме того, они были стопоходящими, а не пальцеходящими. В течение третичного периода эволюция травянистых растений, служивших этим животным пищей, и лесов, дававших им убежище, явилась важнейшим фактором, повлиявшим на изменение строения тела млекопитающих. Наряду с тенденцией к увеличению размеров в развитии всех млекопитающих проявлялся уклон в сторону возрастания относительной величины мозга и изменения зубов и ног. Когда появились новые, более приспособленные формы, примитивные млекопитающие вымерли.

В палеоцене и эоцене от примитивных насекомоядных плацентарных произошли первые хищники, называемые *креодонтами* (рис. 281). В эоцене и олигоцене им на смену пришли более современные формы, которые с течением времени дали начало ныне живущим хищникам, таким, как кошки, собаки, медведи, ласки, а также ластоногим морским хищникам — тюленям и моржам. Один из наиболее известных ископаемых хищников — саблезубый тигр (рис. 282), который вымер лишь недавно, в плейстоцене. У него были чрезвычайно длинные и острые верхние клыки, а нижняя челюсть могла откидываться вниз и в сторону, так что клыки вонзались в жертву, как сабли.

Крупных травоядных млекопитающих, в большинстве случаев обладающих копытами, иногда объединяют в одну группу под названием *копытных*. Однако они не являются единой естественной группой, а состоят из нескольких независимых ветвей, так что корова и лошадь, несмотря на наличие у той и у другой копыт, не более родственны друг другу, чем каждая из них — тигру. Коренные зубы копытных уплощены и увеличены, что облегчает перетирание листьев и травы; ноги длинные и приспособлены к быстрому бегу, необходимому для спасения от хищников. Древнейшие копытные, называемые *Condylarthra*, появились в палеоцене. У них было длинное тело и длинный хвост, плоские перемалывающие коренные зубы и короткие ноги с пятью пальцами, каждый из которых был одет копытом. Группой, аналогичной примитивным хищникам — креодонтам, были примитивные копытные, называемые *уинтатериями*. В палеоцене и эоцене некоторые из них достигли размеров слона; у некоторых форм было по три больших рога, отходивших от верхней части головы.

Палеонтологическая летопись нескольких эволюционных линий копытных — лошадей, верблюдов и слонов — настолько хорошо сохранилась, что можно проследить все развитие этих животных из небольших примитивных пятипалых форм. Основное направление эволюции у копытных шло в сторону увеличения общих размеров тела и уменьшения числа пальцев. Копытные рано распались на две группы. Одна из них характеризуется четным числом пальцев; к ней относятся коровы, овцы, верблюды, олени, жирафы, свиньи и гиппопотамы. Другая группа характеризуется нечетным числом пальцев; к ней относятся лошади, зебры, тапиры и носороги. Развитие слонов и их недавно вымерших родичей — мамонтов и мастодонтов — можно проследить в глубь веков вплоть до эоценового предка, который был размером со свинью и не имел хобота. Эта примитивная форма, называемая *Moeritherium*, была близка к стволу, от которого ответвились, кроме него, такие несходные формы, как даманы (маленькое животное, похожее на сурка, встречающееся в Африке и Азии) и морская корова.

Киты и дельфины произошли от эоценовых китообразных форм, называемых *зейглонтами*, а эти последние в свою очередь, как полагают, произошли от креодонтов. Эволюцию летучих мышей можно проследить до крылатых животных, живших в эоцене и являвшихся потомками примитивных насекомоядных. Эволюция некоторых других млекопитающих —



Рис. 281. Реставрация древнего плотоядного млекопитающего — креодонта — из эоцена, пожирающего маленького *Eohippus* — предка современной лошади.



Рис. 282. Реставрация сцены на ранчо Ле-Бре (ныне часть Лос-Анджелеса, Калифорния) времен плейстоцена.

В асфальтовой смоле было найдено много хорошо сохранившихся экземпляров ныне вымерших животных. На переднем плане слева видны два саблезубых тигра, а справа — три крупных ленивца. На деревьях сидят гигантские грифы, ныне вымершие, имевшие размах крыльев 3 м. На заднем плане видны мастодонты.



Рис. 283. Стробоскопическая фотография летучей мыши *Myotis lucifugus*, пытающейся схватить падающего мучного червя.

Видны широкие ушные раковины, которые позволяют ей улавливать ультразвук, отражающийся от добычи.

грызунов, кроликов и неполнозубых (муравьедов, ленивцев и броненосцев) — известна хуже.

Важнейшие отряды плацентарных млекопитающих следующие:

1. *Насекомоядные* (Insectivora) — кроты, ежи и землеройки. Эти животные питаются насекомыми; их считают самыми примитивными из плацентарных млекопитающих, наиболее близкими к предкам всего этого подкласса. Землеройки — самые мелкие млекопитающие: некоторые из них массой меньше 5 г.

2. *Рукокрылые* (Chiroptera) — летучие мыши. Эти животные приспособлены к полету — между удлинёнными пальцами передних конечностей, задними конечностями и телом тянется кожная складка, образующая крыло. Они питаются насекомыми или плодами; некоторые виды сосут кровь других млекопитающих. В полете летучие мыши пользуются своего рода биологическим ультразвуковым локатором (рис. 283): они испускают звуки высокой частоты и руководствуются при полете отражением

этих звуков от препятствий. Кровососущие летучие мыши могут передавать такие заболевания, как желтая лихорадка и паралитическая форма бешенства.

3. *Хищные* (Carnivora) — кошки, собаки, волки, лисицы, выдры, норки, ласки, скунсы, тюлени, моржи и морские львы. Все это плотоядные животные с заостренными клыками и режущими коренными зубами.

4. *Грызуны* (Rodentia) — белки, бобры, крысы, мыши, дикобразы, хомяки, кролики и морские свинки. Все эти многочисленные животные имеют острые долотообразные резцы.

5. *Неполнозубые* (Edentata) — ленивцы и муравьеды. Млекопитающие с небольшим числом зубов или совсем беззубые.

6. *Приматы* (Primates) — лемуры, различные обезьяны и человек. Эти млекопитающие имеют высокоразвитый головной мозг и весьма совершенные глаза, смотрящие вперед; у них на пальцах имеются ногти вместо когтей и большой палец может противопоставляться остальным.

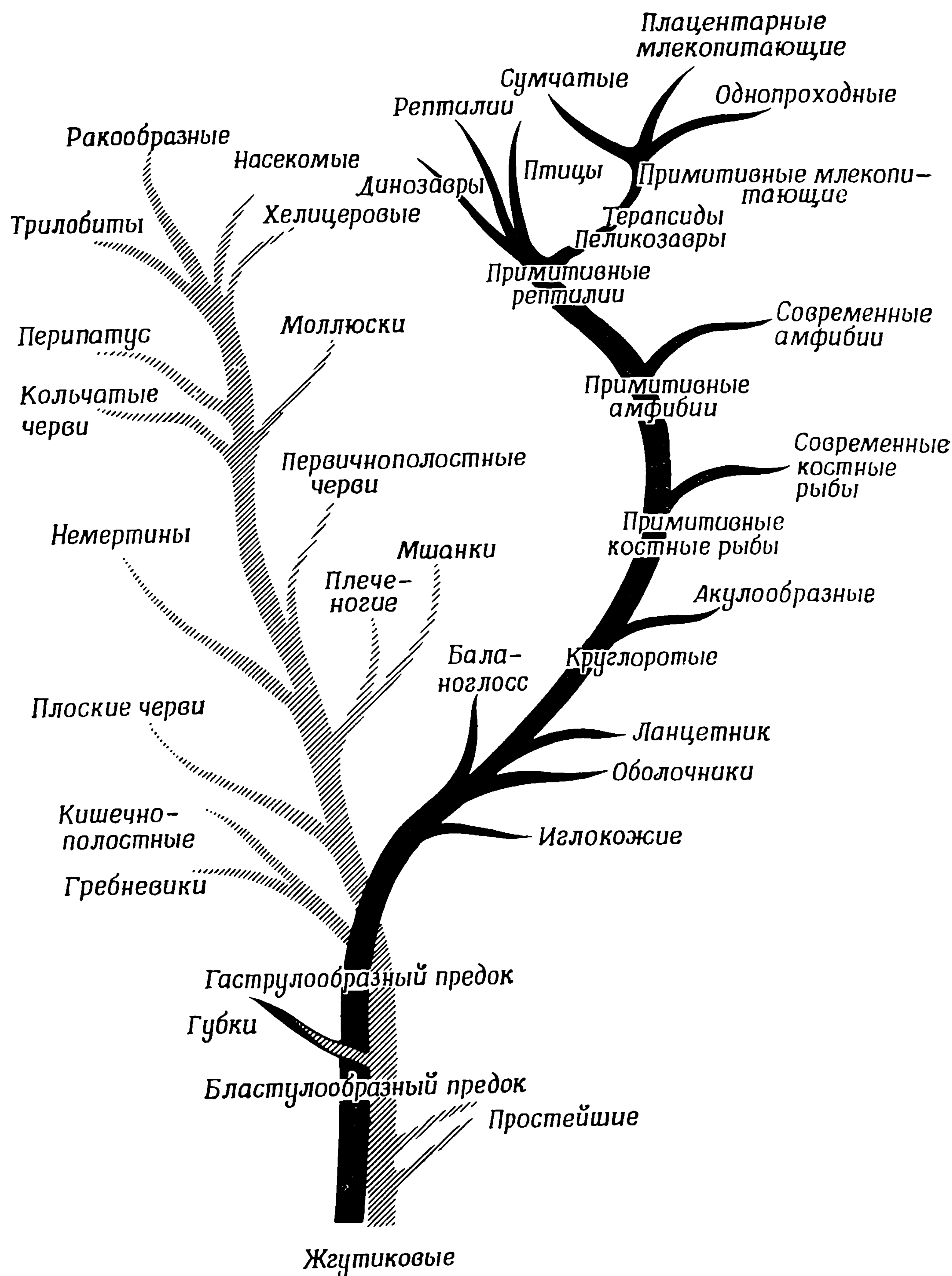


Рис. 284. Родословное дерево животного мира, согласно современным представлениям.

Левая ветвь — первичноротые (Protostomia) правая ветвь — вторичноротые (Deuterostomia).

7. *Парнокопытные* (Artiodactyla) — быки, овцы, свиньи, жирафы и олени. Травоядные копытные животные с четным числом пальцев на каждой ноге.

8. *Непарнокопытные* (Perissodactyla) — лошади, зебры, тапиры и носороги. Травоядные копытные животные с нечетным числом пальцев на каждой ноге.

9. *Хоботные* (Proboscidea) — слоны, мастодонты и мамонты. Животные с длинным мускулистым хоботом, толстой, лежащей складками кожей и удлиненными резцами, образующими

бивни. Это самые крупные среди наземных животных массой до 7 т.

10. *Сирены* (Sirenia) — морские коровы, дюгоны и ламантины. Растительоядные водные животные, передние конечности которых превращены в плавники, а задние атрофировались. Они, вероятно, послужили основой для большинства рассказов о «морских девах».

11. *Китообразные* (Cetacea) — киты, дельфины и морские свиньи. Морские млекопитающие с рыбообразным телом, с передними конечностями в форме плавников, без задних ко-

нечностей и с толстым слоем подкожного жира (так называемой ворвани). Синий кит — самое крупное из известных животных, достигает 35 м в длину и весит до 150 т.

* * *

Разнообразных представителей животного царства нельзя расположить по одной восходящей линии, начиная с низших и кончая высшими, т. е. эволюцию следует представлять не

в виде одного последовательного ряда форм, а скорее в виде разветвленного дерева (рис. 284). Мы не можем, например, сказать, что морская звезда «выше» или «ниже» устрицы; обе эти формы являются представителями двух главных стволов эволюционного дерева, из которых один дал начало иглокожим и хордовым, а другой — плоским червям, немертинам, кольчатым червям, членистоногим и моллюскам. Между обеими группами имеются глубокие различия в строении и развитии.

БИОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ

ГЛАВА XVI

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ И ПЕРЕНОС МОЛЕКУЛ

В живых тканях и клетках любого организма — растения, животного или бактерии — содержатся специфические макромолекулы, расположенные высокоупорядоченным образом. В противоположность этому неживая среда, окружающая клетки, содержит обычно неспецифические молекулы, распределение которых носит случайный характер. Эти две фазы отделены друг от друга *плазматической мембраной*. Плазматическая мембрана регулирует как активно, так и пассивно количества и концентрации воды, неорганических ионов и небольших органических молекул в клетке. Кроме того, регулируя внутриклеточную ионную среду и поступление в клетку исходных материалов для процессов биосинтеза, она в известной мере влияет на состав макромолекулярных компонентов клетки.

Клетка — это не просто мешок, набитый ферментами. Помимо плазматической мембраны, отделяющей содержимое клетки от окружающей среды, в клетке имеются мембраны, которые разделяют ее внутреннее пространство на обособленные «отсеки» — ядро, митохондрии, хлоропласты, аппарат Гольджи, лизосомы, эндоплазматическую сеть и т. д.; каждый из этих отсеков содержит определенные ферменты и выполняет специфические функции. Такое под-

разделение клетки на части позволяет накапливать в определенных местах одни вещества и не допускать туда другие, что облегчает протекание одних реакций и препятствует другим; таким образом создается морфологическая основа внутриклеточного разделения биохимических функций.

203. СТРУКТУРА И ФУНКЦИЯ ПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МЕМБРАНЫ

Когда биологи начали изучать свойства плазматической мембраны, прежде всего выяснилось, что вода может быстро диффундировать внутрь большинства клеток и что поверхность клетки действует как *полупроницаемая перегородка*, т. е. обладает *избирательной проницаемостью*. Если клетку поместить в раствор с низкой концентрацией солей (и высокой концентрацией воды), то вода будет стремиться диффундировать внутрь, клетка начнет набухать и в конце концов лопнет. Если же ее поместить в раствор с высокой концентрацией солей (и более низкой концентрацией воды), то вода будет выходить наружу и клетка начнет съеживаться. (Вода в любом случае диффундирует из области высокой концентрации молекул H_2O в область их более низкой концентрации.) На-

конец, когда клетки находятся в изотоническом растворе, т. е. внеклеточная и внутриклеточная концентрации растворенных веществ одинаковы, вода не стремится ни войти в клетку, ни выходить из нее (если только молекулы растворенных веществ, находящиеся снаружи, не могут проникать в клетку через плазматическую мембрану).

Мембрана эритроцита не пропускает молекул сахарозы, но проницаема для глицерина. Эритроциты, взвешенные в 0,3 М (изотоническом) растворе сахарозы, не набухают и не съеживаются, и в таком растворе их можно сохранять длительное время. Если же поместить их в 0,3 М раствор глицерина (который вначале тоже будет изотоническим), то они начнут постепенно набухать: по мере диффузии глицерина в клетку осмотическое давление клеточного содержимого повышается, что в свою очередь приводит к диффузии в клетку воды. Эритроциты, помещенные в 0,15 М раствор NaCl (так называемый «физиологический раствор»), в начальный момент времени изотонический, не съеживаются и не набухают; это обусловлено не точным равенством концентраций Na^+ и Cl^- в этих клетках и в среде, а тем, что эритроциты обладают так называемым «натриевым насосом», который удаляет диффундирующие внутрь ионы Na^+ . Если выключить этот механизм с помощью какого-нибудь ингибитора (вещества, оказывающего тормозящее действие), то эритроцит будет набухать в изотоническом растворе NaCl совершенно так же, как и в изотоническом растворе глицерина.

Еще в прошлом веке в результате исследования клеточных мембран было сделано два обобщения, называемых иногда «правилами Овертона». Во-первых, вещества, растворимые в липидах, обычно диффундируют через биологические мембраны быстрее, чем вещества, растворимые в воде; по относительной способности проходить сквозь мембраны вещества располагаются примерно в том же порядке, что и по относительной растворимости в оливковом масле и в воде. Во-вторых, мелкие молекулы проходят через мембраны быстрее, чем крупные.

Водорастворимые вещества с молекулами таких размеров, как у сахарозы (молекулярная масса 342), или еще более крупные, как правило, совсем не проходят через плазматическую мембрану. Из этого был сделан вывод, что клеточная мембрана содержит значительное количество липида и действует как «молекулярное сито», ограничивающее величину молекул, способных проникать в клетку или выходить из нее.

Эритроциты млекопитающих можно подвергнуть гемолизу и, удалив их содержимое, получить изолированные клеточные мембраны (так называемые «тени» эритроцитов). Гортер и Грендель экстрагировали из таких мембран весь липидный материал, распределяли его в виде мономолекулярной пленки по поверхности воды и сравнивали площадь полученной пленки с вычисленной поверхностью мембран всех эритроцитов, из которых был выделен липид. Как показали эти вычисления, в мембране эритроцита содержится столько липида, что он мог бы покрыть поверхность клетки слоем толщиной в две молекулы. На основании этих и других данных было сделано заключение, что плазматическая мембрана состоит из двух параллельных слоев липидных молекул, неполярные концы которых обращены внутрь, к щели между слоями, а полярные, гидрофильные концы — наружу.

Другие исследования показали, что не только плазматическая оболочка, но и внутриклеточные мембраны (мембраны комплекса Гольджи, эндоплазматической сети и митохондрий) содержат значительные количества липидов, особенно фосфолипидов. Соотношения между разными видами липидов в различных мембранах могут варьировать, но обычно в них содержатся *глицерофосфатиды* (например, фосфатидилхолин), *сфинголипиды* (например, сфингомиелин) и *стерины* (например, холестерин).

Биологические мембраны содержат также значительное количество белка — по массе в них даже несколько больше белка, чем липида, но если учесть молекулярные массы белков и липидов, то окажется, что на каждую молекулу белка приходится около 70 липидных молекул. Большинство мембран обладает аденозинтрифосфатазной активностью, что, по-видимому, играет определенную роль в процессе «активного переноса» веществ. Мембраны эритроцитов содержат также белки, сходные с актином и миозином.

Электронные микрофотографии, так же как и данные химических анализов, показывают, что биологические мембраны представляют собой нечто вроде сэндвича из бимолекулярного слоя липида, лежащего между двумя слоями белка (рис. 285). Если на снимке видна наружная граница клетки, например эритроцита, то обычно здесь можно бывает различить две параллельные темные линии (осмиофильный материал), разделенные светлым (осмиофобным) промежутком (рис. 286). В разных клетках толщина этих линий может быть несколько различной, обычно от 2 до 2,5 нм, а светлый промежуток имеет ширину от 3,5 до 5 нм, так что

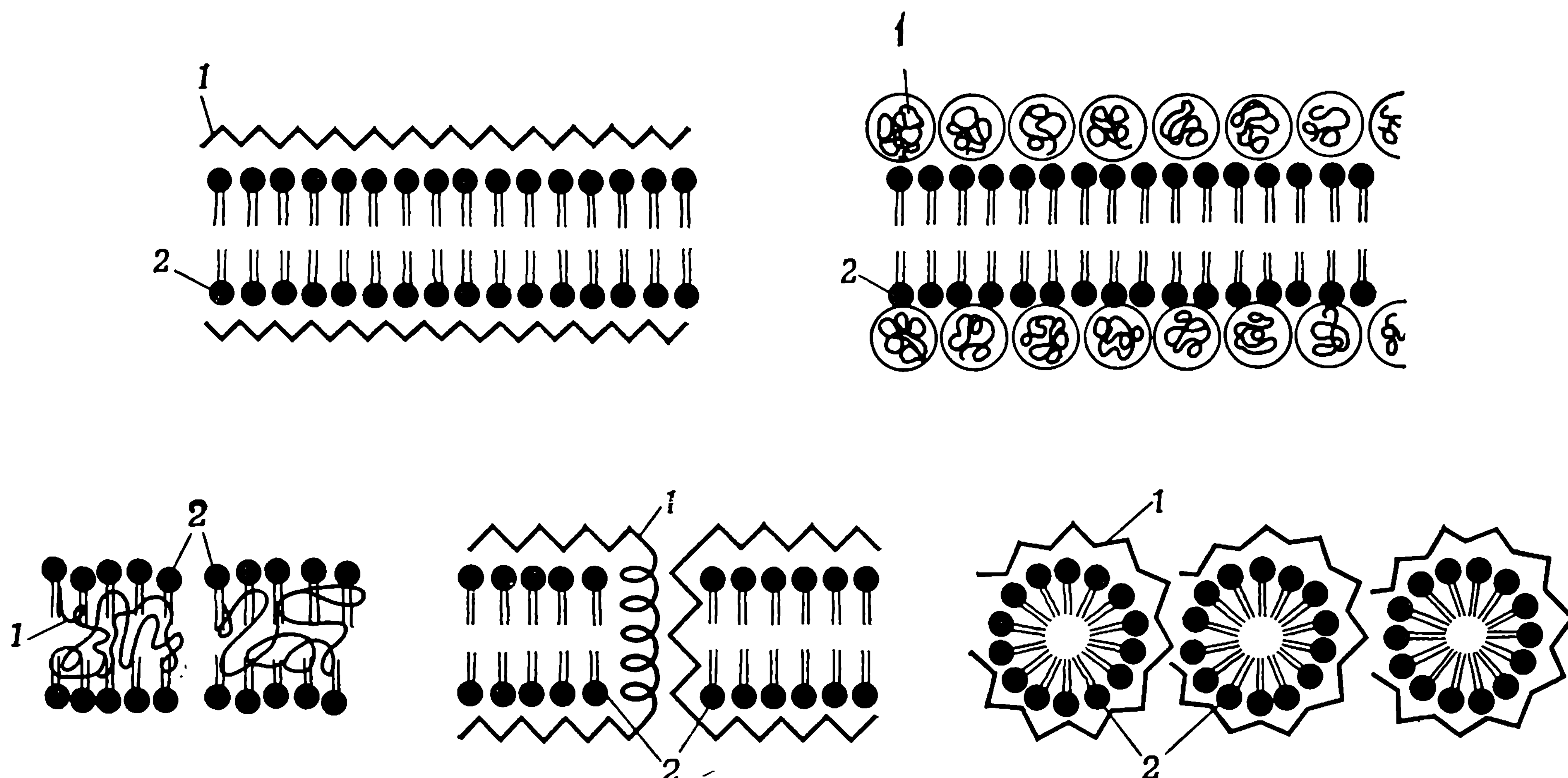


Рис. 285. Некоторые модели строения мембран.

На схемах представлены некоторые из наиболее известных гипотез о структуре биологических мембран; эти гипотезы, или модели, различаются между собой по предполагаемому расположению полипептидных цепей (1) и молекул фосфолипида (2).

общая толщина мембраны составляет от 7,5 до 10 нм. В 1959 году Робертсон впервые высказал предположение, что эти три слоя представляют собой одну мембрану: темные линии соответствуют полярным концам молекул фосфолипида и прилегающим к ним слоям белка, а светлый промежуток — гидрофобной внутренней части двойного слоя липида.

Чтобы объяснить проницаемость плазматической мембраны для воды и водорастворимых веществ, вначале предполагали, что в двойном слое липидных молекул имеются «поры», через которые водная фаза по одну сторону мембраны сообщается с водной фазой, находящейся по другую ее сторону (рис. 287). Однако приготовленные из очищенных липидов искусственные двуслойные мембраны воспроизводят многие свойства естественных мембран; в частности, они обладают довольно высоким коэффициентом проницаемости для воды. Поэтому, возможно, нет необходимости предполагать наличие пор для прохождения молекул воды.

В прошлом результаты многих экспериментов наводили на мысль о том, что биологические мембраны построены в виде мозаики из липидных и белковых участков; это позволило объяснить наблюдаемые явления проницаемости. В разнообразных теориях постулировалось наличие в мембранах пор, отличающихся по своей проницаемости от остальной мембраны. По скорости прохождения различных ионов сквозь биологические мембраны можно было приближенно определить величину предполагаемых пор.

Судя по результатам ряда исследований, поры имеют диаметр около 0,8 нм (рис. 287) и на 1 см² приходится около 10¹⁰ таких пор; общая площадь их составляет лишь очень малую долю (0,06%) всей поверхности клетки.

Скорость, с которой данное вещество проходит через мембрану путем простой диффузии, определяется его растворимостью в липидах и размерами диффундирующих частиц. Растворимые в воде вещества, частицы которых больше 0,8 нм (т. е. больше диаметра поры), как правило, неспособны проходить сквозь мембрану. Многие заряженные частицы *гидратированы*, т. е. окружены оболочкой из прочно связанных с ними молекул воды, и эта водная оболочка увеличивает «эффективный диаметр» диффундирующей частицы; в этом случае скорость ее диффузии будет меньше той, которую можно предсказать для свободного, негидратированного иона. Пора функционирует так, как если бы ее стенки были выстланы частицами (вероятно, белковыми молекулами), несущими положительный электрический заряд. Каждый положительный заряд окружен электростатически заряженным участком, как бы выступающим в просвет поры; каждый положительно заряженный ион также окружен сферой электростатического заряда, и эти два одноименных заряда отталкивают друг друга. Возможно, что именно поэтому положительно заряженные частицы лишь медленно и с трудом проходят через мембраны, даже если их диаметр, с учетом гидратации, меньше 0,8 нм.



Рис. 286. Электронная микрофотография границы между двумя глияльными клетками кольчатого червя *Aphrodite* ($\times 260\,000$).

Можно видеть межклеточное пространство (2), разделяющее две плазматические мембраны (1). Видно также, что каждая из этих мембран состоит из двух плотных слоев и менее плотного промежуточного слоя; такую трехслойную структуру называют *элементарной мембраной*.

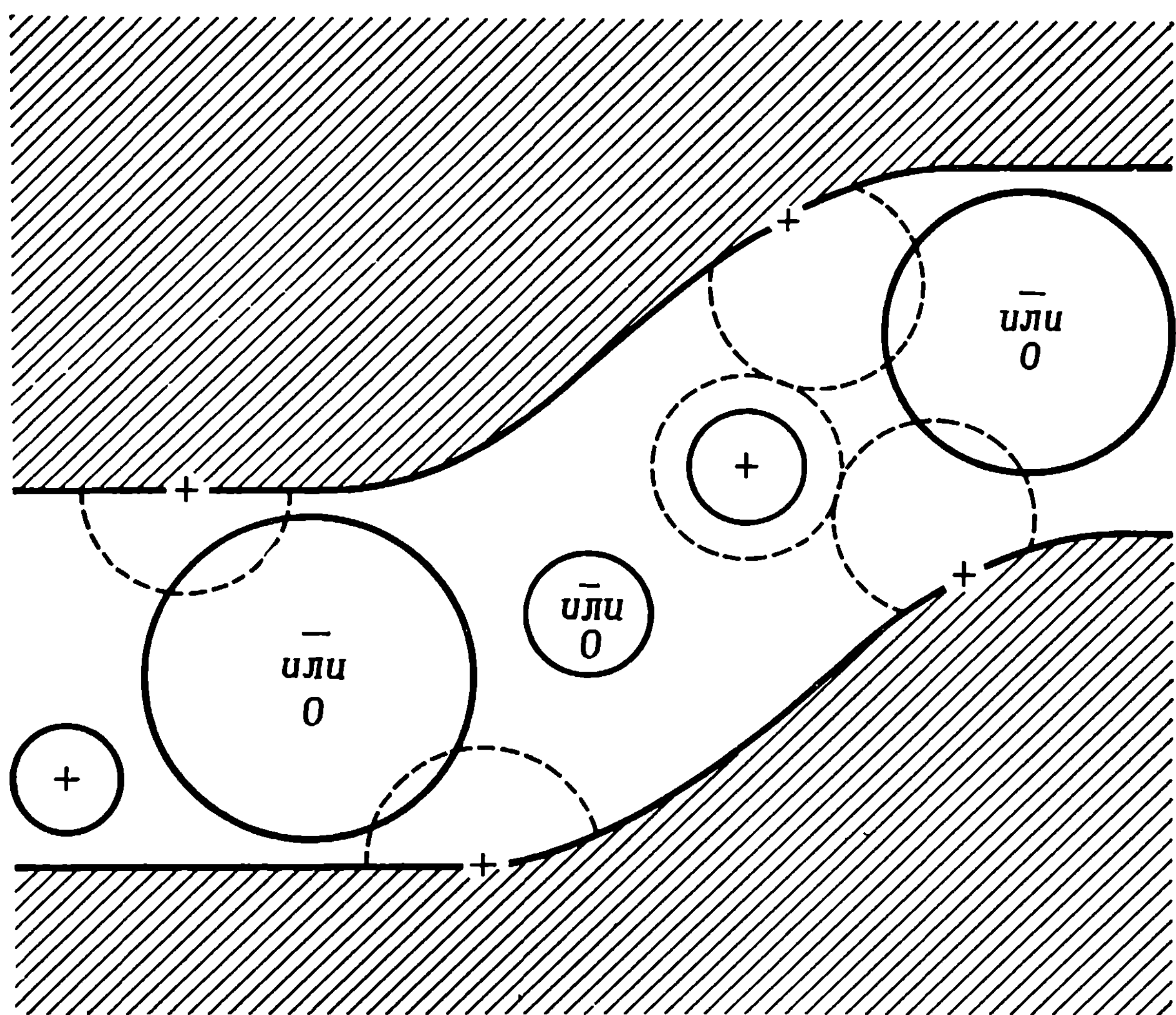


Рис. 287. Схема предполагаемого строения ультрамикроскопических пор в клеточных мембранах.

Показано, каким образом положительные заряды в стенках поры могли бы влиять на ее пропускательность для частиц различного типа и разной величины.

Как показывают электронные микрофотографии с высоким разрешением, плазматическая мембрана обладает зернистой ультраструктурой и, возможно, состоит из шестигранных с центральной плотной гранулой диаметром 2,5 нм. Подобные же структурные элементы были обнаружены в мембранах хлоропластов и митохондрий.

По мнению ряда исследователей, структурную основу по крайней мере некоторых биологических мембран, возможно, составляет не двойной липидный слой, а «каркас» из молекул белка, к которым примыкают расположенные в той же плоскости липидные молекулы. По-видимому, не существует единого для всех биологических мембран плана строения: строение их может быть весьма различным, начиная от чисто белковой структуры (в головке бактериофага) и кончая классическим бимолекулярным липидным слоем, лежащим между двумя слоями белка (в миелиновой оболочке нервного волокна). Встречаются также мембраны, состоящие из белковых полимеров, чередующихся с липидами, или мембраны из двойного липидного слоя, в который встроены глобулярные молекулы ферментов (рис. 285).

Если клетки быстро заморозить в жидком азоте, а затем раздробить на кусочки и «окрасить» особым методом, то электронно-микроскопическое исследование покажет, что поверхности разлома часто проходят по середине толщины элементарной мембраны, расщепляя ее на две половинки. Это подтверждает гипотезу о

двойном липидном слое и говорит в пользу того, что различные виды биологических мембран действительно могут существенно различаться по своей молекулярной архитектуре. Возможно также, что участки одной и той же мембраны в пределах одной клетки различаются по толщине и по содержанию ферментов (аденозинтрифосфатазы).

204. ДЕСМОСОМЫ

В местах, где одна клетка примыкает к другой, на обращенных друг к другу поверхностях клеток имеются обособленные дисковидные пластинки, так называемые *десмосомы*, разделенные межклеточным промежутком шириной около 25 нм (рис. 288). Каждая десмосома состоит из тонкого слоя плотного материала, прилежащего к внутренней поверхности клеточной мембраны, и прикрепленных к нему пучков тонких нитей, уходящих в глубь цитоплазмы. В разных тканях десмосомы могут иметь несколько различную структуру. Десмосомы особенно многочисленны в многослойном плоском эпителии, где они, очевидно, служат для скрепления клеток друг с другом.

Где синтезируются мембраны и как это происходит, до сих пор не выяснено. В некоторых клетках новая плазматическая мембрана, очевидно, образуется в результате слияния пузырьков, имеющих в цитоплазме. В других клетках рост мембраны, по-видимому, происходит путем прямого включения в нее соответствующих молекул под влиянием сил, действующих у поверхности раздела между цитоплазмой и окружающей клетку средой.

205. ФАГОЦИТОЗ И ПИНОЦИТОЗ

Плазматическая мембрана обладает поразительной способностью захватывать различный материал, находящийся вне клетки; она образует небольшие выпячивания, которые окружают капельку наружной среды и в конце концов смыкаются, так что эта капелька оказывается в клетке (рис. 216). Образовавшиеся таким образом вакуоли погружаются в более глубокие слои цитоплазмы, где происходит надлежащая обработка их содержимого. При таком переносе материала из окружающей среды в клетку целостность плазматической мембраны совершенно не нарушается. Этот процесс называют *фагоцитозом*, если образуются крупные вакуоли, содержащие оформленные частицы, или *пиноцитозом*, если вакуоли очень малы и содержат только растворенные вещества. Оба эти явления наблюдаются у клеток многих ти-

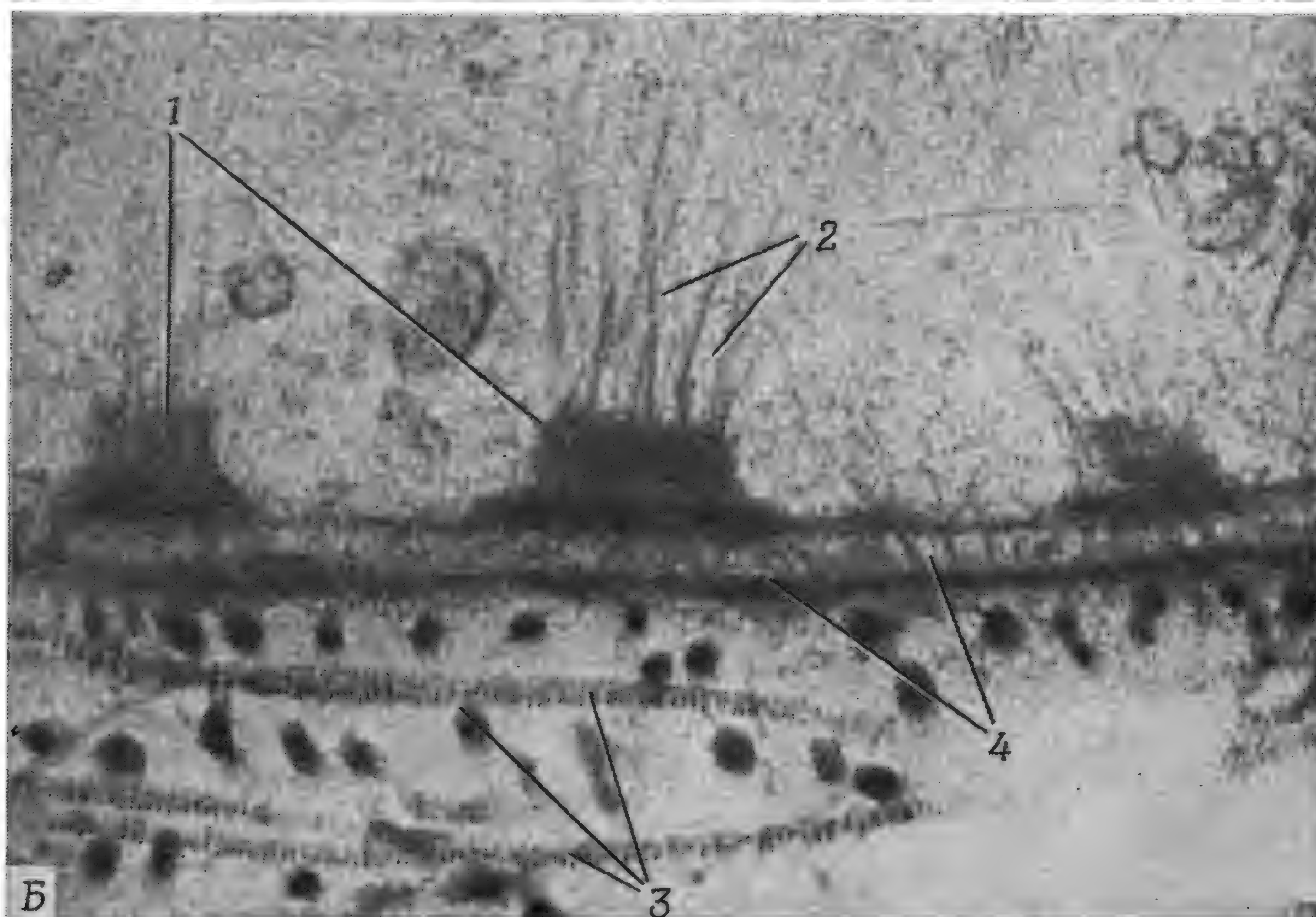
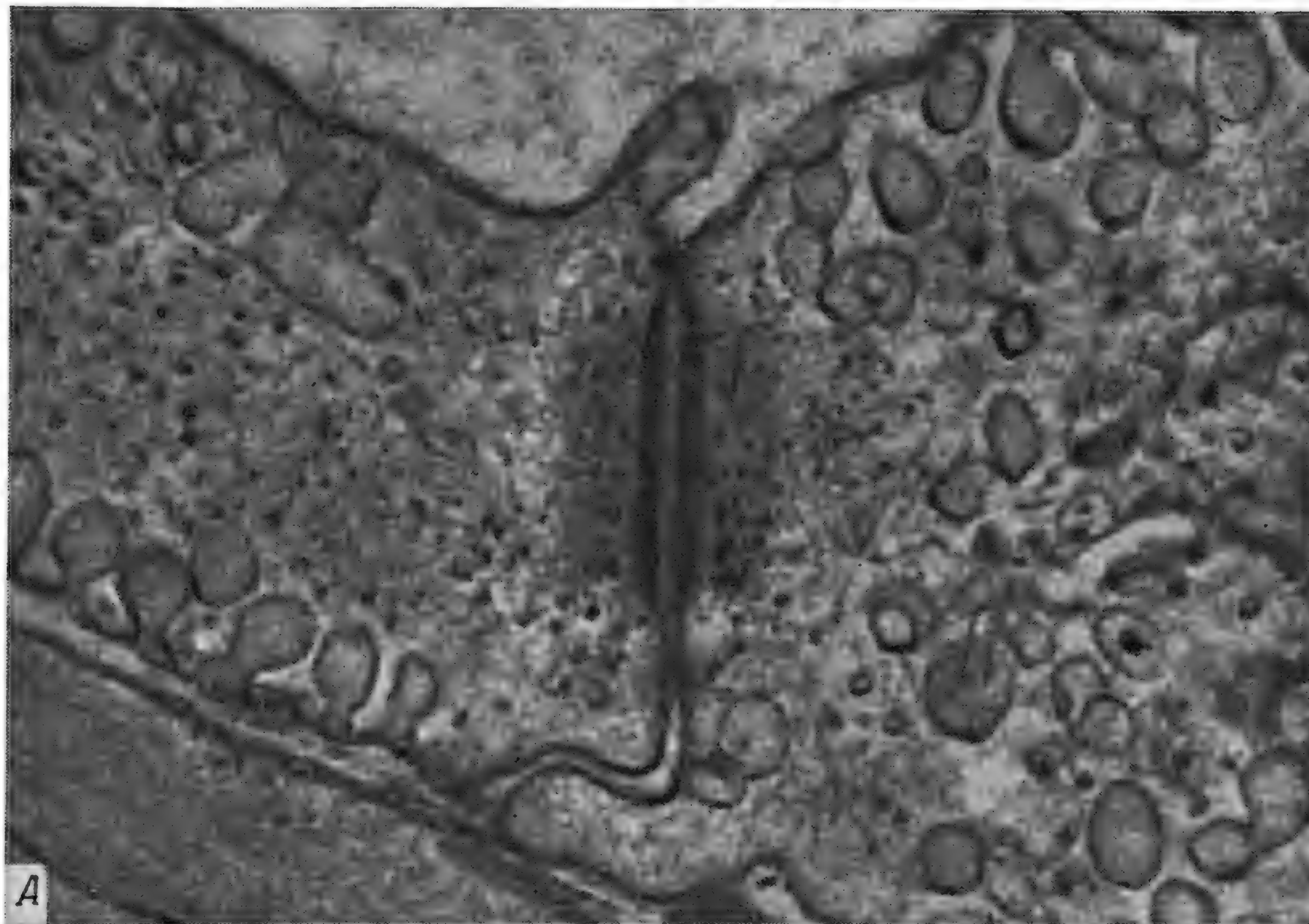


Рис. 288. Десмосомы — структуры из двух пластинок, служащие для прочного соединения поверхностей соседних клеток.

А. Десмосома на границе двух эндотелиальных клеток в «чудесной сети» газового пузыря рыбы *Tetrodon*.
 Б. То же при большем увеличении. 1 — полудесмосомы; 2 — тонофиламенты; 3 — коллаген; 4 — базальная пластинка.

пов, но особенно интенсивно изучались на амебах и лейкоцитах. Обратный процесс, при котором высланные мембраной пузырьки сливаются с клеточной мембраной и выпускают свое содержимое наружу, особенно характерен для секреторных клеток и получил название *эмейоцитоза*.

Пиноцитоз может вызвать присутствие в окружающей среде специфических растворенных веществ — белков, кислых или основных аминокислот и т. п. У амебы при этом образуются короткие *псевдоподии* и в каждой из них возникает канал с волнообразно колеблющимися стенками, идущий от верхушки псевдоподии к ее основанию; у внутреннего конца этого каналца образуются вакуоли, которые затем отделяются от него и уходят в глубь цитоплазмы. У клеток высших животных при пиноцитозе также иногда наблюдаются волнообразные (ундулирующие) движения плазматической мембраны, но не видно никаких каналцев. Пиноцитоз — активный процесс, требующий затраты энергии, и около активных, ундулирующих поверхностей обычно располагаются митохондрии. Процесс пиноцитоза можно подавить при помощи надлежащих ингибиторов обмена; на него оказывают также влияние температура, рН и питание клетки. За один цикл пиноцитоза амеба поглощает объем жидкости, равный 1—10% всего объема клетки. Для этого клетке приходится строить новый участок мембраны, составляющий до 6% первоначальной поверхности клетки амебы.

У амеб, а возможно и у других клеток, мембрана формирующейся вакуоли специфически связывает молекулы белка, которые концентрируются на ней, после чего мембрана впячивается в клетку и образует отдельный пузырек (рис. 289). Количество поглощенного при пиноцитозе белка гораздо больше того, которое могло бы быть поглощено, если бы белковые молекулы просто захватывались вместе с наружным раствором как одна из его составных частей. Например, амеба может за 5 мин поглотить в 50 раз больше белка, чем его содержится в объеме внешней среды, равном объему самой амебы. Таким образом, пиноцитоз — это одна из форм активности клеточной мембраны, связанная с избирательным поглощением из растворов определенных веществ; этот механизм позволяет объяснить быстрый перенос через плазматическую мембрану крупных водорастворимых молекул, например молекул белков или нуклеиновых кислот. Показано, что клетки человека в культуре ткани поглощают из питательной среды белки, причем этот процесс ускоряется в присутствии полиаминов, например

полиорнитина. Пиноцитоз требует затраты энергии и служит механизмом избирательного переноса веществ через плазматическую мембрану; возможно, что в некоторых случаях так называемый «активный перенос» осуществляется путем пиноцитоза.

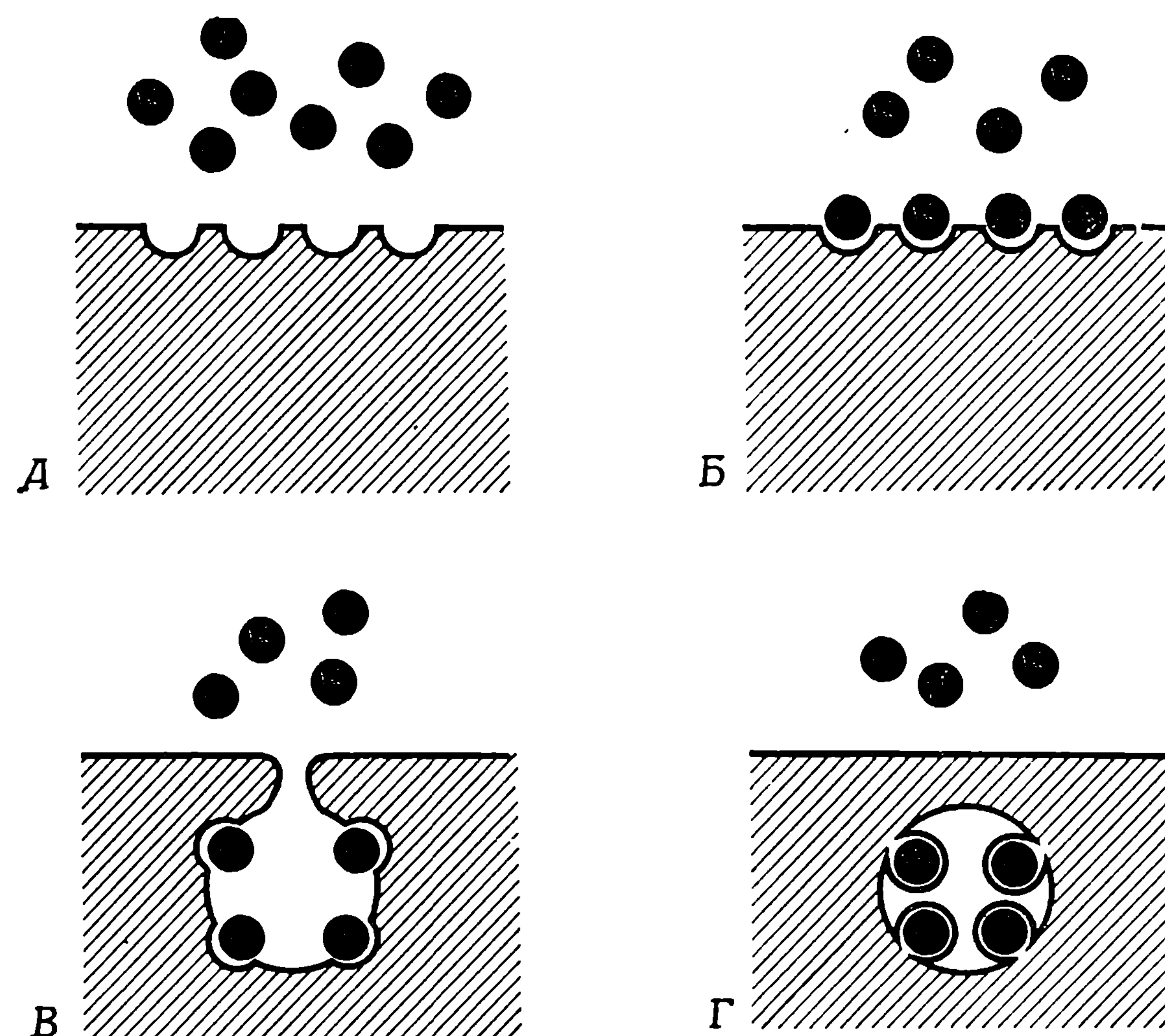


Рис. 289. Гипотетический механизм пиноцитоза.

Находящиеся в наружном растворе белковые молекулы (А, черные кружки) связываются специфическими участками на поверхности клеточной мембраны (В); затем мембрана впячивается (С) и образует цитоплазматический пузырек (Д), содержащий захваченные молекулы.

206. ЯВЛЕНИЯ АКТИВНОГО ПЕРЕНОСА

Способность живых клеток регулировать концентрацию ионов в своей протоплазме была известна еще в середине прошлого столетия, но только в 30-х годах XX века было высказано предположение, что клеточные мембраны могут использовать энергию для переноса определенных молекул в клетку или из клетки. С тех пор накопились многочисленные данные, говорящие о том, что способность к «активному переносу» (или «активному транспорту») свойственна как плазматическим, так и внутриклеточным мембранам всех клеток. Плазматическая мембрана действует как *преобразователь энергии*, использующий химическую энергию для накопления или переноса специфических молекул. Этот процесс лежит также в основе различных биоэлектрических явлений, например проведения нервного импульса (разд. 212).

В стационарном состоянии, т. е. при отсутствии каких-либо изменений в составе и концентрации внутриклеточных химических компонентов, в клетке содержится много различных органических веществ как с небольшими, так и с очень крупными молекулами, а также ионы

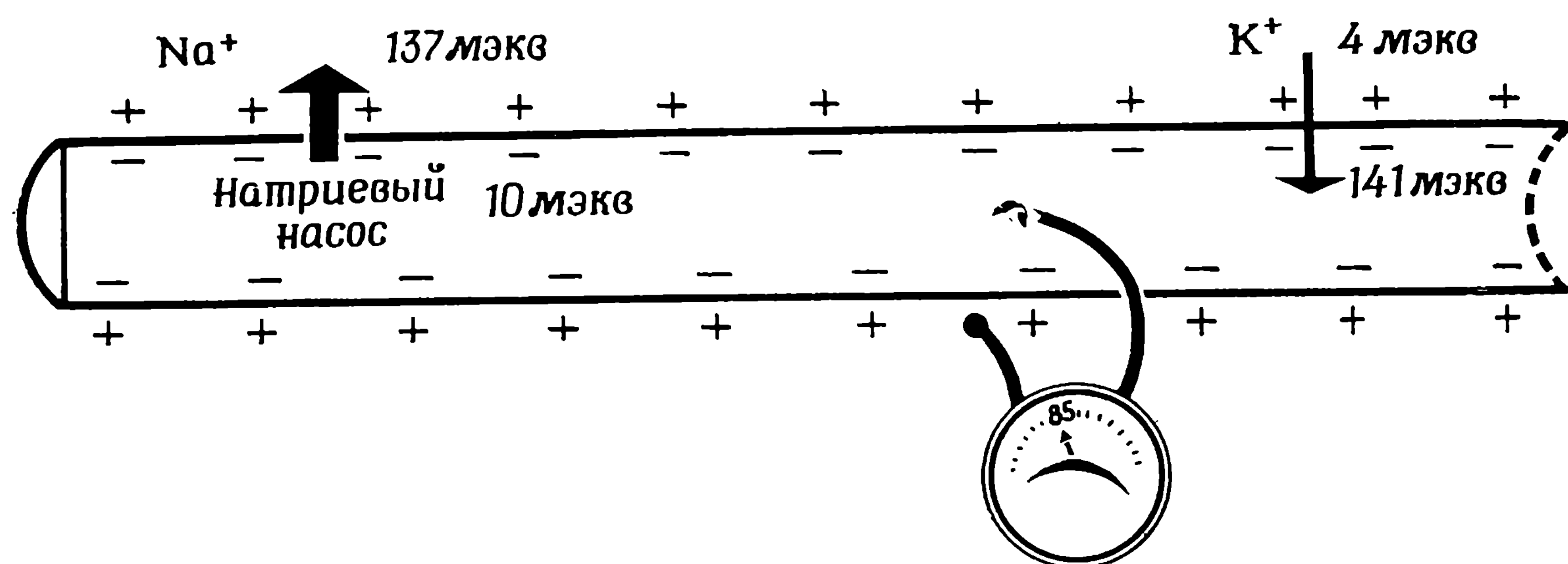


Рис. 290. Разности концентраций натрия и калия по обе стороны плазматической мембраны нервного волокна; эти различия в концентрациях электролитов обуславливают потенциал покоя мембраны.

калия, магния и фосфата и в небольших количествах ионы натрия и хлора. Большинство крупных органических молекул расположены в клетке упорядоченным образом; они не могут выйти из клетки, так как они слишком велики, чтобы пройти через плазматическую мембрану. Жидкость, омывающая клетку снаружи, — так называемая *внечклеточная жидкость* — состоит главным образом из воды и неорганических ионов, для которых плазматическая мембрана обычно проницаема. Находящиеся в клетке макромолекулы омываются *внутриклеточной жидкостью*, также содержащей воду и неорганические ионы. Состав внутриклеточной жидкости в значительной степени зависит от состава внечклеточной жидкости.

Распределение незаряженных частиц между участками, лежащими по ту и другую сторону от мембраны, определяется относительными концентрациями этих частиц внутри клетки и снаружи. В то же время распределение заряженных частиц отражает не только химический (концентрационный), но и электрический градиент данного вида ионов в системе; будет ли данный положительно (или отрицательно) заряженный ион входить в клетку или выходить из нее, зависит от сочетания электрического и химического градиентов по обе стороны мембраны. Сам по себе электрический градиент может быть частично или полностью обусловлен асимметричным распределением ионов, возникающим вследствие неодинаковой проницаемости мембраны для частиц, имеющих разную величину или различные заряды. Это играет важную роль при переносе кислорода и углекислоты эритроцитами и помогает им осуществлять такой перенос с минимальным изменением рН крови (разд. 243).

В некоторые клетки, например в гигантские клетки водорослей и гигантские аксоны кальмаров, можно вводить микроэлектроды и непосредственно измерять *разность потенциалов* между обеими сторонами плазматической мем-

браны; обычно она составляет от 50 до 200 мВ, причем внутренность клетки заряжена отрицательно по отношению к наружной среде (рис. 290). Если лишить клетку кислорода или отравить ее каким-либо ингибитором обмена, то этот так называемый *потенциал покоя* упадет до 10 мВ или еще ниже в результате выхода из клетки ионов калия (K^+). Следовательно, разность потенциалов, наблюдаемая в нормальных клетках, не обусловлена простым физическим равновесием: для поддержания этого состояния клетка должна все время расходовать энергию. Разность потенциалов создается главным образом за счет различия в концентрации ионов калия по обе стороны мембраны¹.

Как показал химический анализ, проведенный больше ста лет назад немецким химиком Либихом, в клетках и тканях содержится гораздо меньше натрия, чем во внечклеточной жидкости; поэтому был сделан вывод, что клеточная оболочка непроницаема для натрия. Однако позже в экспериментах с изотопами выяснилось, что ионы натрия непрерывно проходят через мембрану в обоих направлениях, и возникло предположение, что должен существовать какой-то *натриевый насос* — механизм, с помощью которого плазматическая мембрана может избирательно «перекачивать» ионы натрия из клетки в окружающую среду. В противном случае эти ионы путем простой диффузии поступали бы в клетку, а затем в результате осмоса в нее поступали бы молекулы воды, так что клетка, постепенно набухая, в конце концов должна была бы лопнуть. По-видимому, в не-

¹ Зависимость мембранного потенциала от концентрации ионов по обе стороны мембраны описывается уравнением Нернста: $E = \frac{RT}{znF} \ln C_1/C_2$, где E — разность потенциалов (мембранный потенциал) в вольтах, $\ln C_1/C_2$ — натуральный логарифм отношения концентраций ионов по обе стороны мембраны, R — универсальная газовая постоянная, T — абсолютная температура, z — валентность иона, n — число молей и F — число Фарадея.

которых (если не во всех) клетках существуют и другие «насосы» — для ионов калия, водорода и хлора.

В стационарном состоянии (в условиях динамического равновесия) распределение ионов по обе стороны мембраны зависит от соотношения двух процессов: физической диффузии ионов в направлении электрохимического градиента и процессов активного переноса определенных ионов, происходящего с затратой энергии. Ионы натрия непрерывно выводятся из клетки натриевым насосом, требующим затраты химической энергии, и одновременно просачиваются обратно в клетку путем диффузии. Различия в концентрациях ионов по обе стороны мембраны и *мембранный потенциал* (т. е. разность потенциалов, обусловленная различием ионного состава обеих сред) определяют скоростями активного «перекачивания» ионов и их пассивного прохождения через мембрану. Изменение любого из этих процессов приведет к изменению мембранного потенциала; оба процесса, как мы увидим, играют роль в проведении импульса по нерву.

При изучении активного переноса веществ через мембраны были выявлены поразительные случаи, когда концентрация в клетке определенных ионов, активно ею поглощаемых, в 100 и более раз превышает их наружную концентрацию; примером служит накопление иода щитовидной железой позвоночных животных. Все эти процессы требуют от клетки расхода метаболической энергии. Изолированные митохондрии могут накапливать таким образом ионы кальция и фосфата до концентрации, в 1000 раз превышающей содержание их в среде, в результате чего фосфат кальция выпадает внутри митохондрий в осадок. Поглощение фосфата, по-видимому, конкурирует с протекающим в митохондриях процессом окислительного фосфорилирования; это позволяет предположить, что активное накопление ионов митохондриями представляет собой своего рода окислительное фосфорилирование, при котором акцепторами фосфата вместо АДФ служат ионы кальция.

Активный перенос ионов наблюдали и изучали на эритроцитах, где ионы проходят только через плазматическую мембрану — в клетку и обратно; исследовали также перенос ионов через целый слой клеток, например через кожу лягушки, стенку мочевого пузыря жабы, стенку почечного канальца, кишки или желудка крысы. В этих системах ионы поглощаются клетками, лежащими на одной поверхности тканевого слоя, и «перекачиваются» на другую его сторону. К системам третьего типа, используе-

мым для изучения переноса ионов, относятся изолированные внутриклеточные органеллы, например митохондрии, хлоропласты и клеточные ядра. По-видимому, все биологические мембраны обладают избирательно действующими механизмами для активного переноса ионов. Процессы активного переноса требуют затраты метаболической энергии: если подавить клеточное дыхание, лишив клетки кислорода или подвергнув их действию низкой температуры или метаболических ядов, то активный перенос замедляется. Два вещества, *уабаин* и *строфантин*, по-видимому, действуют как специфические ингибиторы активного переноса, и их часто используют при изучении этого процесса (подобно тому как при исследовании синтеза белков и нуклеиновых кислот применяют другие ингибиторы — пуромидин и актиномицин). Активному переносу ионов через мембрану можно также противодействовать, искусственно создавая надлежащую разность потенциалов между обеими сторонами мембраны.

Некоторые из самых ранних опытов, позволивших обнаружить активный перенос ионов, были проведены на коже лягушки. Кусочек кожи натягивали в виде перепонки, разделяющей два солевых раствора. На этих перепонках изучался перенос воды и ионов хлора с наружной стороны кожи на внутреннюю, а позднее выяснилось, что это — пассивное перемещение, являющееся вторичным следствием активного переноса ионов натрия. Если между обеими сторонами кожи создавали «короткое замыкание», устранявшее разность потенциалов и различия в концентрации ионов, то через кожу снаружи внутрь переходили только ионы натрия. Когда перенос этих ионов затормаживали, добавляя к системе углекислоту, уменьшался и ток, проходивший через мембрану. Это говорило о том, что мембранный потенциал покоя создается в результате активного переноса натрия.

В экспериментах с эритроцитами и гигантским аксоном кальмара было установлено определенное количественное соответствие между потоками ионов натрия и калия через клеточную мембрану. Это привело к представлению о том, что существует один «насос», один механизм переноса, ответственный как за поглощение ионов калия, так и за выведение ионов натрия.

Эта теория, по-видимому, верна в отношении эритроцитов, нейронов и дрожжевых клеток; однако в некоторых клетках механизмы выведения натрия и поглощения калия, очевидно, обособлены.

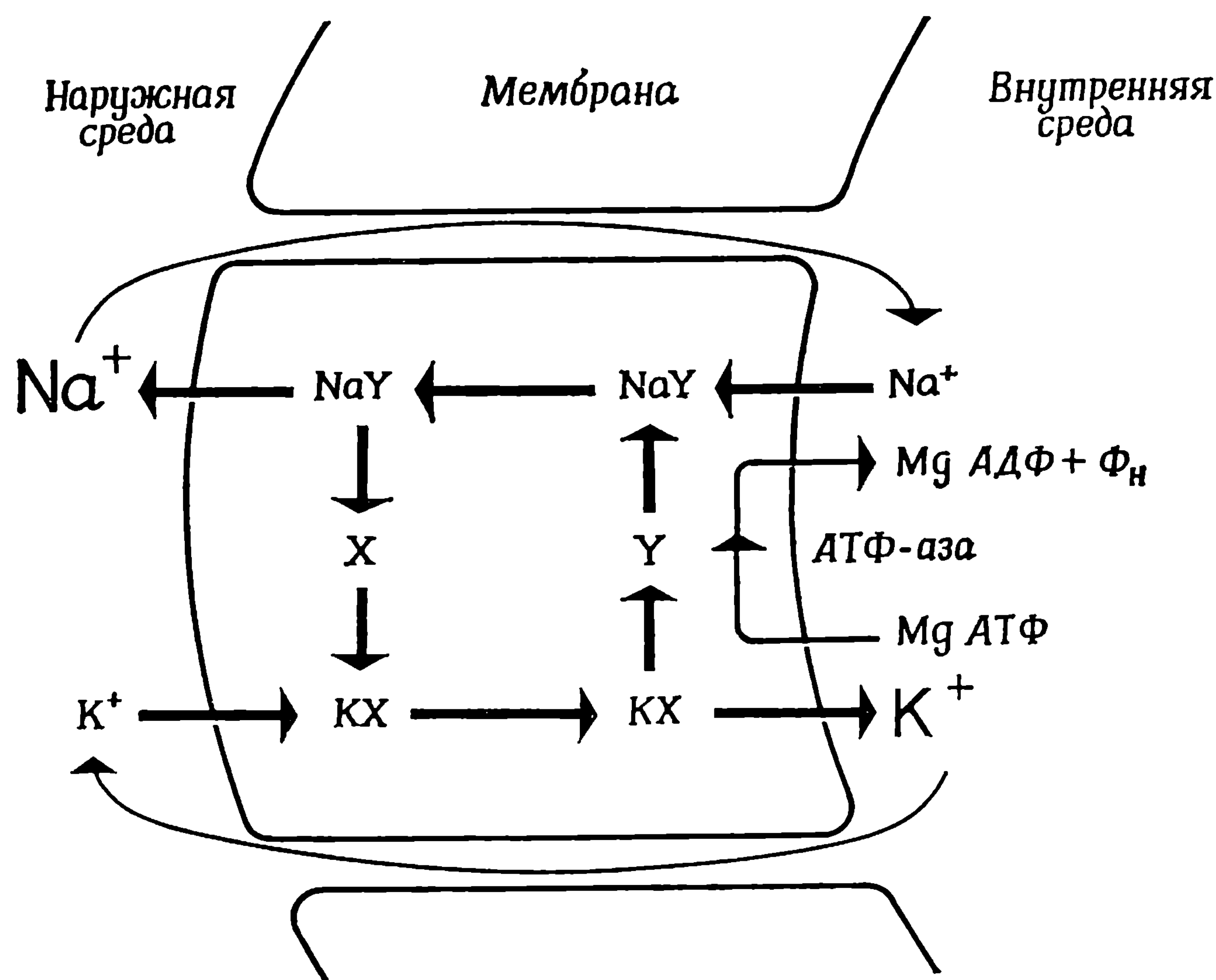


Рис. 291. Предполагаемый механизм активного переноса натрия и калия через мембрану.

Показаны два связанных между собой транспортных механизма, работающих за счет энергии, которая освобождается (при участии аденозинтрифосфатазы) у внутренней поверхности мембраны.

Было вычислено, что в мембране эритроцита число участков, приспособленных для встречного переноса калия и натрия, лежит где-то в пределах от 10^3 до 10^4 . Так как перенос этих ионов можно подавить любым фактором, тормозящим гликолиз и окислительное фосфорилирование, был сделан вывод, что непосредственным источником энергии для натриевого насоса служит АТФ (аденозинтрифосфат). Даже «тени» (пустые оболочки) эритроцитов способны накапливать калий и выводить натрий, если снабжать их АТФ. Аденозинтрифосфатаза мембраны эритроцита нуждается для своей активации как в Na^+ , так и в K^+ и имеет ряд особенностей, общих с натриевым насосом. Активность этой АТФ-азы тормозится уабаином, а кинетика ее действия обнаруживает количественное сходство с кинетикой системы, переносящей натрий. В интактных «тених» эритроцитов аденозинтрифосфатазу активирует внеклеточный (но не внутриклеточный) калий и внутриклеточный (но не внеклеточный) натрий; этого и следовало ожидать, если аденозинтрифосфатаза составляет неотъемлемую часть натриево-калиевого насоса. Хотя действительный механизм активного переноса натрия остается неясным, большинство исследователей полагают, что в мембране имеются особые молекулы-переносчики и что связывание и освобождение ими переносимых ионов каким-то образом сопряжено с гидролизом АТФ и с метаболическими процессами (рис. 291). Предложен ряд моделей транспортного механизма с участием молекул-переносчиков, но ни одна из них не получила еще полного подтверждения.

Механизм выведения натрия должен был возникнуть на очень раннем этапе эволюции клеток, чтобы обеспечить регуляцию общего объема клетки и количество содержащейся в ней воды. В самом деле, как только появилась клеточная мембрана, сразу же возникла необходимость в каком-то механизме типа «насоса», который не позволял бы клетке набухать и лопаться. Работа натриевого насоса создает разность потенциалов по обе стороны мембраны и влияет на распределение других ионов между внутриклеточной и внеклеточной средами. В растительных клетках этот механизм участвует в создании тургорного давления, и его дополняют «насосы» для других ионов. Уже в самых примитивных клетках, как растительных, так и животных, изменения мембранного потенциала могут распространяться по клеточной поверхности и передавать информацию об изменениях, происшедших в соседних участках окружающей среды. Эта особенность механизма переноса ионов достигает высокого развития в нервных клетках и служит основой передачи нервного импульса.

207. АКТИВНЫЙ ПЕРЕНОС САХАРОВ

Активное (требующее затраты энергии) поглощение клетками незаряженных молекул, например молекул глюкозы, было продемонстрировано в 20-х и в начале 30-х годов XX века, когда активный перенос ионов еще не был известен. Было показано, что скорость поглощения глюкозы эритроцитами при понижении температуры снижается значительно

больше, чем следовало бы ожидать в случае простой диффузии, скорость которой пропорциональна абсолютной температуре (выражаемой в градусах Кельвина). Было также установлено, что поглощение сахаров клетками кишечника можно затормозить, подавив гликолиз с помощью иодацетата.

Позднее при изучении переноса веществ через стенку кишечника стали широко использовать мешочки, приготовленный из короткого отрезка кишки крысы или другого животного; отрезок кишки выворачивают «наизнанку» и перевязывают на обоих концах. Если такой мешочек поместить в надлежащий раствор, клетки кишечного эпителия (обращенные теперь наружу) будут всасывать вещества из раствора и передавать их на бывшую наружную поверхность кишки (обращенную теперь внутрь), где эти вещества будут выделяться в полость мешочка. В результате переноса сахаров концентрация их в центральной полости может оказаться в 100 раз выше, чем в наружном растворе. Этот процесс можно затормозить, лишая клетки кислорода, охлаждая их или воздействуя на них любым из множества ингибиторов обмена, например цианидом или фторацетатом. Известно, что клетки, выстилающие просвет кишки, очень активно осуществляют пиноцитоз, и возможно, что глюкоза частично поглощается именно этим способом. На радиоавтографах кишечных клеток, всасывающих глюкозу, меченную тритием, можно обнаружить высокую концентрацию радиоактивных молекул в области щеточной каемки (поверхностная зона клетки), где бывают сосредоточены пиноцитозные вакуоли.

Вначале предполагали, что сахара при поглощении их клеткой фосфорилируются, а при выведении из клеток серозной оболочки на другой стороне кишечной стенки дефосфорилируются, но теперь эта теория отвергнута. В результате различных экспериментов были исключены и многие другие химические изменения, которые могла бы претерпевать молекула глюкозы в процессе ее переноса. По-видимому, при переносе глюкозы через клеточную оболочку ее химическая структура не изменяется; глюкоза просто присоединяется к плазматической мембране и молекуле-переносчику и транспортируется в виде такого комплекса.

208. ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФфуЗИЯ

Такие вещества, как глюкоза, почти нерастворимы в липидах, и размеры их частиц больше 0,8 нм; тем не менее они довольно быстро проходят через плазматическую мембрану, напри-

мер через оболочку эритроцита. По-видимому, это обусловлено «облегченной диффузией» — присоединением к специфической молекуле-переносчику, представляющей собой пептид или белок (рис. 292). Молекула глюкозы G соединяется с молекулой-переносчиком X у наружной поверхности мембраны, и образовавшийся комплекс GX, растворимый в липидах, может диффундировать через мембрану к ее внутренней стороне, где он диссоциирует, и освобожденная глюкоза оказывается внутри клетки. Затем переносчик диффундирует обратно к наружной поверхности и сразу же может присоединить к себе другую молекулу глюкозы.

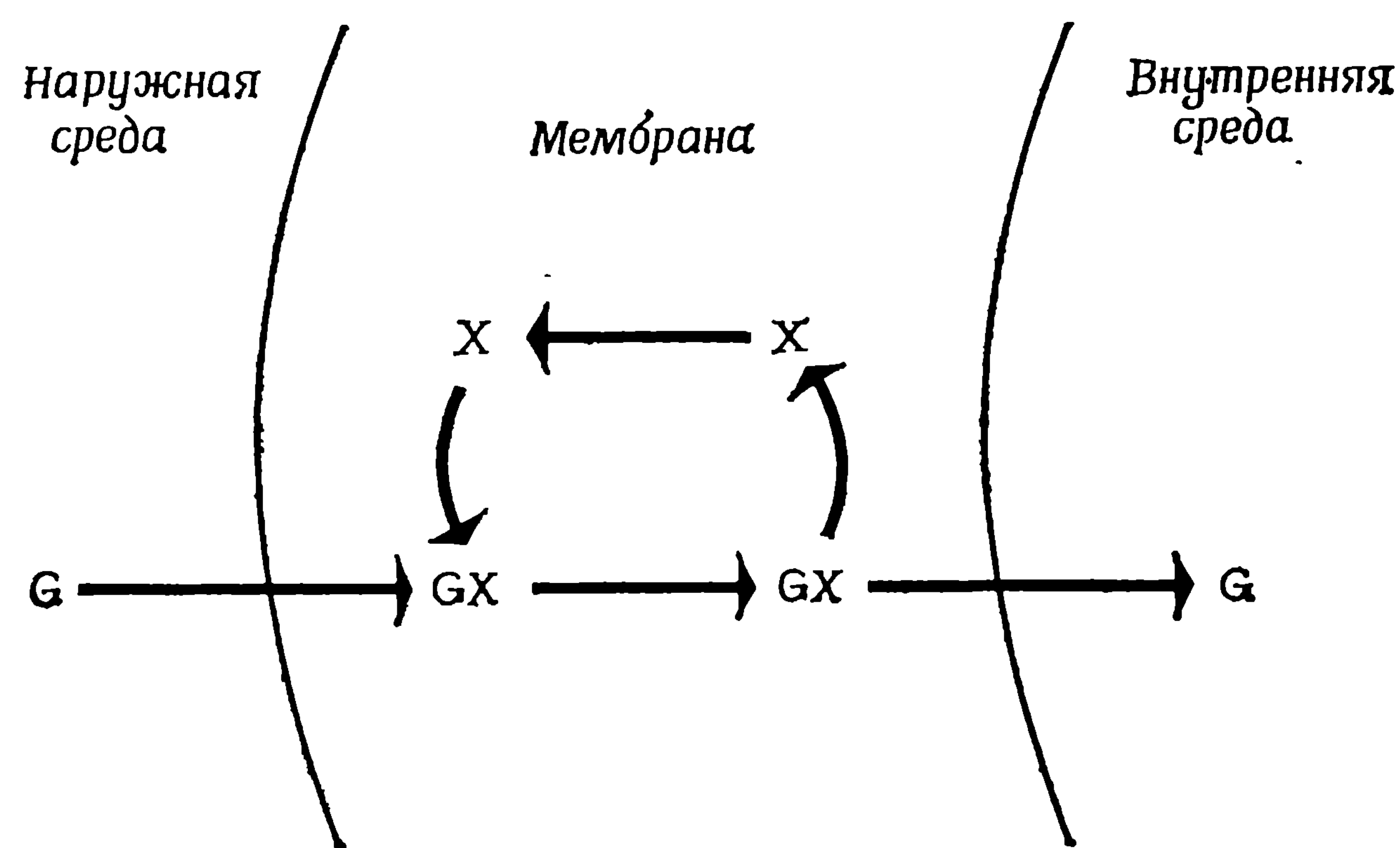


Рис. 292. Схема, поясняющая облегченную диффузию глюкозы через мембрану.

Мембрана содержит специфические переносчики (X), связывающие глюкозу и переносящие ее через мембрану. Комплекс переносчика с глюкозой образуется у наружной поверхности мембраны и расщепляется у ее внутренней поверхности.

При такой системе максимальная скорость переноса глюкозы определяется общим числом молекул-переносчиков, имеющих в мембране, и возможными скоростями образования и расщепления комплекса GX. Для подобного процесса характерна «кинетика насыщения»: при малой концентрации глюкозы в наружном растворе скорость ее проникновения в клетку пропорциональна этой концентрации; однако при более высоких концентрациях пропорциональность исчезает, так как все молекулы переносчика уже «насыщены» глюкозой. Переносчики специфичны — они могут присоединять только глюкозу и некоторые очень близкие к ней по структуре сахара. Молекулы сахаров, сходные по своему химическому строению, будут конкурировать между собой за связывающие участки в молекулах-переносчиках.

Облегченная диффузия не требует расхода энергии, если наружная концентрация глюкозы выше внутренней и глюкоза, таким образом, перемещается «вниз» по химическому градиен-

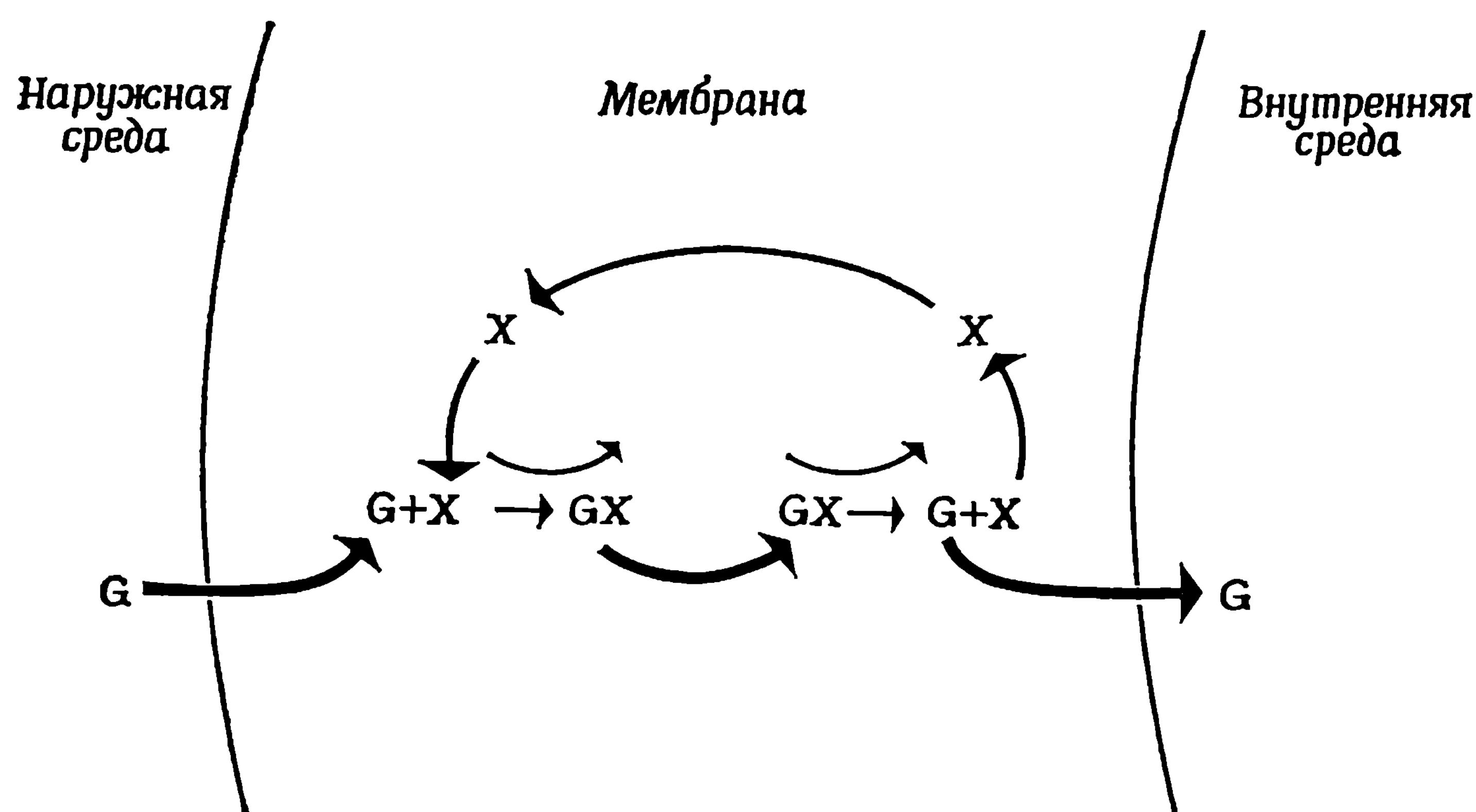


Рис. 293. Гипотетический механизм активного переноса глюкозы через мембраны.

Образование или расщепление комплекса переносчика с глюкозой сопряжено с каким-то ферментативным процессом (показано маленькими стрелками), который составляет транспортной системе биологически доступную энергию.

ту. Однако некоторые клетки, например клетки кишечного эпителия и внутренней выстилки почечных канальцев, способны концентрировать глюкозу, заставляя ее перемещаться «вверх» по химическому градиенту (или, как говорят, *против градиента концентрации*), и для этого уже требуется затрата энергии. Гормон *инсулин* резко усиливает поглощение глюкозы скелетными мышцами и некоторыми клетками нашего организма. Пока еще не ясно, вызывает ли он увеличение числа эффективных молекул-переносчиков или же просто ускоряет реакции, с которыми связано образование и расщепление комплекса переносчика с глюкозой. Полагают, что не только облегченная диффузия, но и активный перенос глюкозы происходят с участием специфического переносчика, образующего с глюкозой комплекс, синтез или расщепление которого требует затраты энергии. (рис. 293).

Из клеточных мембран кишечной палочки *Escherichia coli* был выделен и частично очищен липопротеид, который, по-видимому, служит переносчиком, или *пермеазой*, для лактозы. На одну клетку приходится около 9000 молекул пермеазы. Как полагают, этот белок присоединяет лактозу у наружной поверхности мембраны, а затем образовавшийся комплекс диффундирует к ее внутренней поверхности, где лактоза отделяется от переносчика. Этот гипотетический механизм в принципе сходен с предполагаемым механизмом натриевого насоса.

209. АКТИВНЫЙ ПЕРЕНОС АМИНОКИСЛОТ

Помимо натриевого насоса, все исследованные до сих пор клетки обладают механизмами активного переноса аминокислот. У человека и высших животных особенно большое зна-

чение для организма в целом имеет перенос аминокислот в кишечном эпителии и почечных канальцах. Очевидно, существует не менее четырех различных систем для переноса разных аминокислот, причем все они используют в качестве необходимого кофактора производное пиридоксина (витамина B_6). В регулировании скорости переноса аминокислот в клетки того или иного типа участвуют различные гормоны: инсулин, гормон роста, кортизол, тестостерон и эстрадиол.

210. СЕКРЕЦИЯ КИСЛОТЫ СЛИЗИСТОЙ ОБОЛОЧКОЙ ЖЕЛУДКА

Один из самых удивительных механизмов активного переноса действует в слизистой оболочке желудка, клетки которой выделяют соляную кислоту. Желудочный сок обладает сильной кислотностью, его рН близок к 1, что соответствует концентрации водородных ионов $0,1M$. Клетки слизистой вырабатывают желудочный сок из внеклеточной жидкости и плазмы крови, рН которых приближается к 7 (т. е. концентрация водородных ионов составляет $10^{-7}M$). Таким образом, концентрация ионов H^+ в желудочном соке в миллион раз больше, чем в плазме крови. У здорового человека за сутки выделяется около 2,5 л желудочного сока; количество и кислотность этого сока варьируют в зависимости от количества пищи и ее характера. Ионы водорода активно транспортируются из плазмы крови на поверхность слизистой оболочки в результате специфического процесса, требующего затраты энергии. Предложены различные модели этого процесса, но он все еще остается для нас менее понятным, чем работа других систем активного переноса.

211. ПОТЕНЦИАЛЫ ДЕЙСТВИЯ

Поместив два электрода в различных точках поверхности нейрона, мышечного волокна, гигантской клетки водоросли или какой-нибудь иной крупной клетки и соединив их через вольтметр, можно выявить *потенциал действия*. Когда клетка находится в состоянии покоя, наружный потенциал на всей ее поверхности одинаков и между двумя электродами не обнаруживается никакой разности потенциалов. Но если около одного из электродов воздействовать на клетку каким-нибудь раздражителем, то появится разность потенциалов, причем ближайший к месту раздражения электрод будет электроотрицательным по отношению к более удаленному электроду. После кратковременного прохождения тока разность потенциалов быстро падает до нуля, а затем дальний электрод становится электроотрицательным по отношению к ближнему; потом исчезает и эта вторая разность потенциалов. Если присоединить электроды к вольтметру с записывающим устройством или к осциллоскопу, изменения разности потенциалов предстанут перед нами в виде острого пика (иногда называемого «спайком»), за которым будет следовать такое же отклонение в другую сторону. Раздражение порождает волну *негативного потенциала*, которая распространяется по мембране и доходит сначала до одного, а затем до другого электрода (поэтому они последовательно становятся электроотрицательными). Тот факт, что высота пика не уменьшается по мере удаления волны электроотрицательности от исходной точки, указывает на то, что эта волна в каждом новом участке мембраны подвергается регенерации (усилению) в результате процессов, требующих затраты энергии. Такие распространяющиеся сдвиги потенциала, возникающие при раздражении (их называют *потенциалами действия*, рис. 294), были впервые обнаружены Гальвани в 1791 году.

Хотя потенциалы действия наиболее интенсивно изучались на нейронах и мышечных волокнах, их регистрировали также в клетках растений, оплодотворенных яйцах и различных других клетках. Высота потенциала действия (спайка, или импульса), его длительность и скорость проведения могут несколько варьировать в клетках разного типа. В гигантском аксоне кальмара потенциал действия достигает величины около 90 мВ, длится около 1 мс (0,001 с) и распространяется со скоростью 1 м в секунду. В растительных клетках скорость проведения импульса составляет 1 см в секунду или еще меньше, а в нейронах позвоночных — до

120 м в секунду. Но даже наибольшая из этих скоростей очень мала по сравнению со скоростью распространения электрического тока в растворе электролита. Скорость распространения импульса пропорциональна расстоянию, на котором местный ответ, связанный с изменением проницаемости мембраны, может вызвать такой же ответ в соседнем участке.

Мембранный потенциал покоя в нервной клетке составляет примерно 50 мВ, причем внутренняя сторона мембраны заряжена *отрицательно* по отношению к наружной стороне (рис. 294). При раздражении нейрона отрицательный потенциал быстро исчезает, после чего сразу же наступает отклонение в другую сторону, так что внутренняя сторона становится электроположительной по отношению к наружной; это обратное отклонение составляет около 40 мВ. Таким образом, в развитии потенциала действия имеется момент, когда потенциал покоя полностью исчезает (в этот момент мембрана, как говорят, «деполяризована»), после чего знак потенциала изменяется на обратный. Как показали эксперименты, при изменении наружной концентрации ионов натрия изменяется и потенциал действия. Уменьшение их концентрации с наружной стороны мембраны ведет к снижению высоты спайка. Для того чтобы объяснить это, Ходжкин предположил, что изменение мембранного потенциала при раздражении нейрона обусловлено быстрым переходом ионов натрия внутрь клетки. Потенциал действия связан с каким-то физическим изменением в плазматической мембране, которое приводит к увеличению ее проницаемости для ионов натрия. Прямое измерение потоков Na^+ и K^+ с помощью изотопов показало, что *поглощение натрия* клеткой во время ее раздражения увеличивается примерно в 20 раз, а *выделение калия* — примерно в 9 раз. Таким образом, во время нервного импульса ионы натрия внезапно устремляются внутрь, по направлению электрохимического градиента, а затем из клетки наружу переходят ионы калия, также по направлению электрохимического градиента, и это приводит к исчезновению или даже инверсии потенциала покоя. Количество ионов, проходящих через мембрану за 1 мс (длительность импульса), очень невелико, и распределение ионов Na^+ и K^+ по обе стороны мембраны изменяется лишь незначительно; это изменение можно обнаружить главным образом по его влиянию на мембранный потенциал.

Если удалить из гигантского аксона кальмара всю цитоплазму и наполнить его оболочку тем или иным раствором, ионный состав кото-

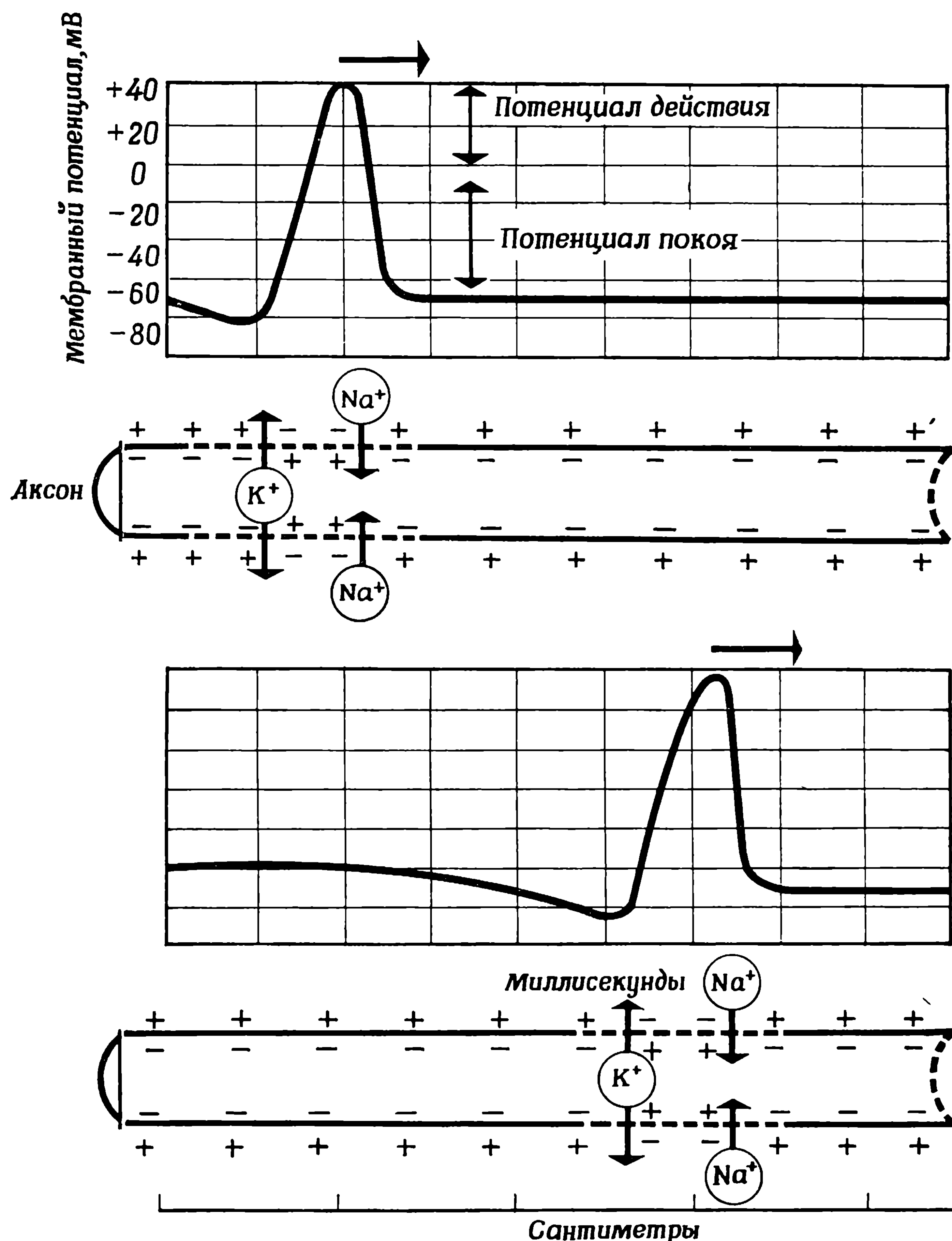


Рис. 294. Перемещение потенциала действия по мембране нервного волокна при проведении импульса; впереди идет волна деполяризации мембраны.

рого известен, то в таких аксонах в ответ на раздражение возникает потенциал действия величиной 90—130 мВ и продолжительностью 5 ч; за это время такие аксоны проводили несколько сот тысяч импульсов! Единственное, что для этого требуется,— это наличие солей калия во внутренней и солей натрия в наружной жидкости.

Как показали дальнейшие исследования, во время прохождения импульса через данный участок аксона здесь возникает *электрический ток*, направленный внутрь, который связан с проникновением в аксон ионов натрия; затем наблюдается более медленно нарастающий ток противоположного направления, обусловленный диффузией из аксона в окружающую среду ионов калия.

Таким образом, пик потенциала действия является результатом следующей цепи событий:

- 1) внезапно увеличивается проницаемость мембраны для натрия; 2) ионы натрия диффундируют внутрь аксона, перемещаясь «вниз» по электрохимическому градиенту (внутренняя концентрация натрия в нервном волокне человека составляет всего лишь 10 мэкв, а его наружная концентрация — около 137 мэкв); 3) в результате этого внутренняя сторона мембраны становится электроотрицательной по отношению к наружной стороне, что выражается в подъеме кривой мембранного потенциала, и 4) мембрана становится менее проницаемой для натрия и более проницаемой для калия; ионы калия выходят из аксона наружу, перемещаясь по электрохимическому градиенту (в нейроне человека внутренняя концентрация калия составляет 141 мэкв, а наружная — только 4 мэкв); этот этап описывается нисходящим участком кривой.

212. МЕМБРАННАЯ ТЕОРИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Согласно принятой в настоящее время *мембранной теории* проведения возбуждения, электрические явления в нервном волокне обусловлены *дифференциальной* (т. е. различной) проницаемостью нервной мембраны для ионов натрия и калия, а эта проницаемость в свою очередь регулируется *разностью электрических потенциалов* по обе стороны от нее. Взаимодействие этих двух факторов — дифференциальной проницаемости и разности потенциалов — создает такие условия, что для возбуждения нервного волокна требуется определенное критическое, пороговое изменение. Возбуждение представляет собой освобождение электрической энергии из нервной мембраны и распространяется вдоль волокна в виде короткого электрического импульса типа «все или ничего», называемого *потенциалом действия*.

Нервное волокно представляет собой длинную цилиндрическую трубку, стенка которой — плазматическая мембрана — в состоянии покоя разделяет два раствора различного химического состава. В наружной среде преобладают ионы натрия и хлора, а во внутренней — ионы калия и органические анионы. Концентрация ионов натрия в наружном растворе приблизительно в 10 раз выше, чем во внутреннем, а концентрация ионов калия во внутреннем растворе в 30 раз выше, чем в наружном. Натриевый насос поддерживает эти концентрации ионов Na^+ и K^+ на относительно постоянном уровне, хотя ионы все время медленно диффундируют в клетку и из клетки. В результате этого дифференциального распределения ионов по обе стороны мембраны между ними существует разность потенциалов от 60 до 90 мВ — так называемый *мембранный потенциал «покоя»*. Различия в концентрации ионов и обусловленный ими потенциал покоя поддерживаются активным выведением из клетки ионов натрия, т. е. работой натриевого насоса. Выведение ионов натрия сопровождается поглощением ионов калия. Даже если выключить натриевый насос при помощи какого-либо метаболического яда, пройдет немало часов, прежде чем градиенты концентраций натрия и калия между наружной и внутренней поверхностями мембраны исчезнут.

Как показывает исследование *кабельных свойств* нервного волокна, аксон едва ли действует как пассивный проводник электрического тока, поскольку происходящие при этом потери очень велики. При воздействии на нервное

волокно слабого сигнала, недостаточного для возбуждения действующего в нейроне релейного механизма, этот сигнал затухает в нескольких миллиметрах от места его приложения. Нервный импульс не мог бы распространяться по нерву, если бы не было какого-то процесса, усиливающего сигнал. Эту функцию выполняет процесс возбуждения, который регенерирует и усиливает сигнал в каждой точке нервного волокна. Кабельные свойства волокна обеспечивают распространение сдвига электрического потенциала по нервному волокну на короткое расстояние и тем самым стимуляцию возбуждения в соседних участках нерва.

Возникновение нервного импульса связано с мгновенным изменением проницаемости нервной мембраны, которое позволяет ионам натрия проходить внутрь. Это приводит к *деполяризации* нервной мембраны в данном участке: она становится положительно заряженной изнутри. Хотя проницаемость нервной мембраны для ионов натрия при обычном потенциале покоя очень низка, по мере уменьшения мембранного потенциала она возрастает (рис. 295). Ионы натрия могут теперь просачиваться внутрь клетки в направлении электрохимического градиента. Это ведет к дальнейшему уменьшению мембранного потенциала и к увеличению проницаемости мембраны для натрия. Этот процесс, обладающий способностью к самоусилению, прогрессивно нарастает, что приводит к резкому подъему потенциала действия. Когда волокно изнутри становится заряженным положительно по отношению к наружной поверхности (мембранный потенциал может достигать +40 мВ), дальнейший переход ионов натрия внутрь волокна прекращается. После этого возрастает проницаемость мембраны для калия, и ионы K^+ перемещаются в направлении электрохимического градиента изнутри клетки наружу.

Мембранный потенциал возвращается к исходному состоянию (отрицательный заряд внутри и положительный снаружи) не под влиянием обратного движения ионов (ионы натрия, вошедшие в клетку в период возрастания потенциала действия, не выходят из нее), а в результате утечки наружу эквивалентных количеств ионов калия. Количество ионов Na^+ и K^+ , соответственно поглощаемых и выделяемых нервным волокном при прохождении нервного импульса, так мало, что обнаружить изменения их концентрации в волокне невозможно. Гигантский аксон кальмара может провести несколько сот тысяч импульсов, даже если выключить его натриевый насос, прежде чем запасы накопленных ионов будут исчерпаны.

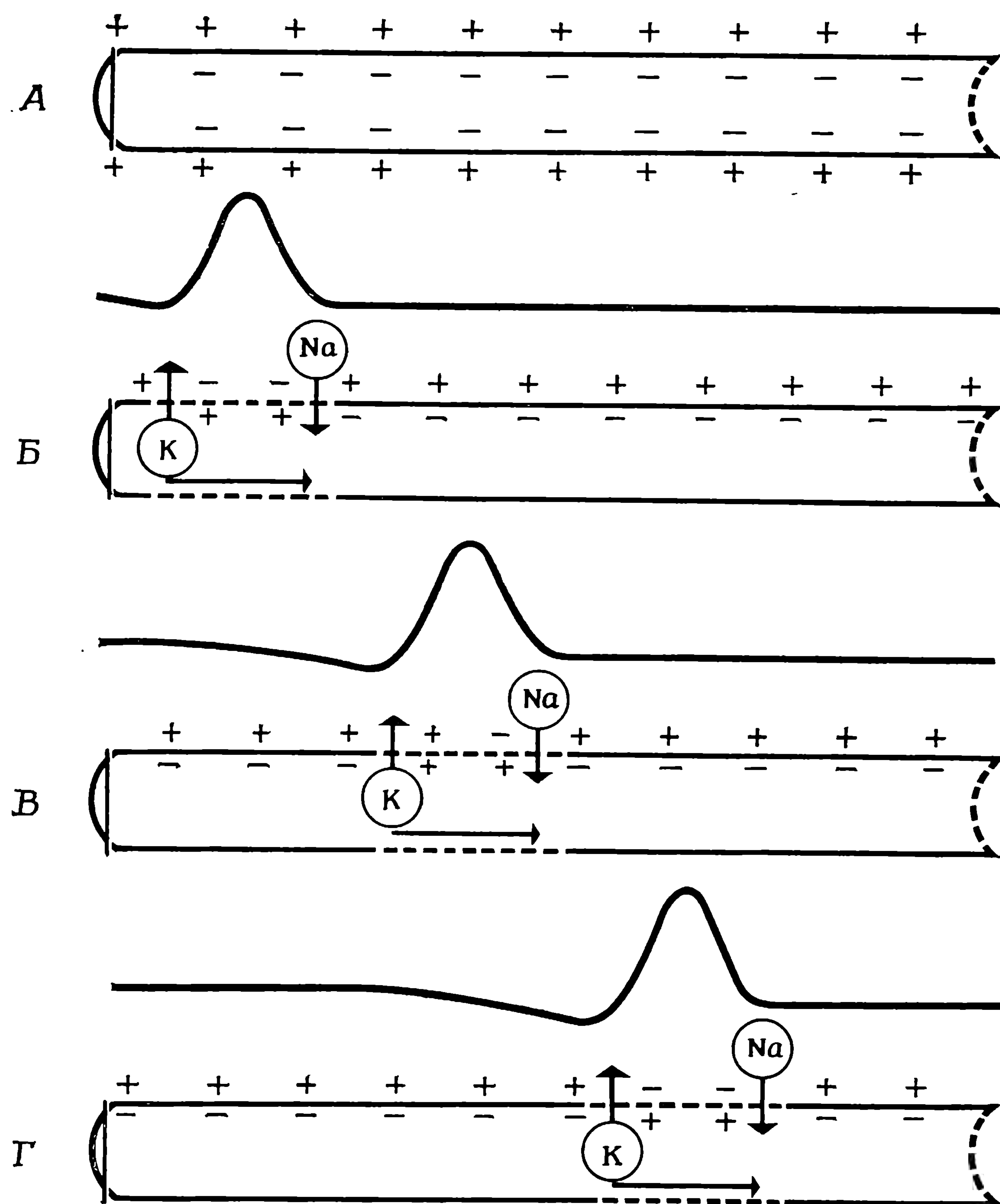


Рис. 295. Схема, поясняющая мембранную теорию проведения нервного импульса.

А. Нерв в состоянии покоя; его мембрана поляризована, наружная поверхность ее несет положительные заряды, а внутренняя — отрицательные. Б — Г. Последовательные стадии прохождения нервного импульса по нерву (слева направо); показана волна деполяризации и сопровождающий ее потенциал действия, распространяющийся по мембране.

Вследствие изменений в проницаемости, сопровождающих деполяризацию нервной мембраны, нервное волокно неспособно провести второй импульс сразу же после первого. Этот период невозбудимости, называемый *периодом абсолютной рефрактерности*, очень краток; после восстановления нормальной проницаемости волокно снова может проводить импульсы. Нервный импульс — это по существу волна деполяризации, проходящая вдоль нервного волокна. Изменение мембранного потенциала в одном участке делает соседний участок более проницаемым, и в результате волна деполяризации распространяется по волокну. Полный цикл деполяризации и реполяризации занимает всего несколько тысячных секунды.

213. ДРУГИЕ ФУНКЦИИ НЕЙРОНОВ

В свое время нервные волокна рассматривали просто как своего рода телефонные провода, построенные из цитоплазмы, но представление

о них быстро изменилось, когда исследователи убедились в том, что нейроны — весьма динамичные клетки с интенсивным обменом веществ. В отростках этих клеток (аксонах), нередко очень длинных, происходит внутриклеточный перенос различных веществ на большие расстояния путем активного перемещения цитоплазмы и волнообразного движения клеточной оболочки. Кроме того, нейроны могут функционировать как настоящие секреторные клетки, выделяющие *нейрогормоны*, например *вазопрессин*, *окситоцин* и *гипоталамические факторы*, стимулирующие выделение гормонов гипофизом. Для регенерации ампутированных конечностей у саламандры необходимы какие-то специфические воздействия со стороны нейронов; если удалить соответствующие нервы, регенерация становится невозможной. У человека и других млекопитающих после перерезки аксона из его проксимальной культы выступает цитоплазматический вырост, напоминающий псевдоподию амебы, который продвигается впе-

ред со скоростью 3—4 мм в сутки. Этот кончик осуществляет пиноцитоз и обнаруживает удивительную способность находить и распознавать структуры, с которыми данный аксон должен установить связь; после того как этот растущий кончик достигнет дистального участка аксона, масса аксона возвращается к норме в результате сложных процессов биосинтеза, которые сопровождаются резкими морфологическими изменениями в теле нейрона. Тело нервной клетки содержит массивное скопление мембран эндоплазматической сети и рибосом, которое было обнаружено с помощью обычного микроскопа еще в прошлом веке и получило название *вещества Ниссля*. Аппарат Гольджи в нейронах также хорошо развит. Цитоплазма аксона содержит продольно расположенные *нейрофибриллы* и *нейротубулы*, которые участвуют во внутриклеточном переносе молекул.

214. ПЕРЕДАЧА В СИНАПСЕ

Механизм передачи нервного импульса через *синапс* с одного нейрона на другой или с нервного волокна на мышечное еще окончательно не выяснен. В нескольких особых случаях, где плазматические мембраны двух нейронов действительно соприкасаются, импульс переходит на второй нейрон в результате прямой электрической передачи потенциала действия. Однако в большинстве синапсов плазматические мембраны разделены щелью шириной около 20 нм и передача импульсов совершается при помощи специального вещества-передатчика — *химического медиатора*. В нейроне синтезируется особое вещество, которое выделяется кончиком аксона, когда до него доходит нервный импульс; это вещество диффундирует через синаптическое пространство и связывается специальным *хеморецептором* на поверхности дендрита второго нейрона (рис. 296). В результате соединения медиатора с рецептором в мембране происходит какое-то изменение, приводящее к ее деполяризации и к возникновению нового потенциала действия; этот потенциал распространяется по нейрону до следующего синапса, и т. д.

В нервно-мышечном синапсе возбуждение передается при участии *ацетилхолина*, выделяемого окончанием двигательного волокна; этот медиатор вызывает деполяризацию мембраны мышечного волокна, что ведет к сокращению последнего. Яд *кураре* специфически блокирует (прерывает) передачу импульсов с нерва на мышцу в синапсах этого типа; по-видимому, он присоединяется к соответствующим рецепторам, лишая их возможности нормально взаимодейст-

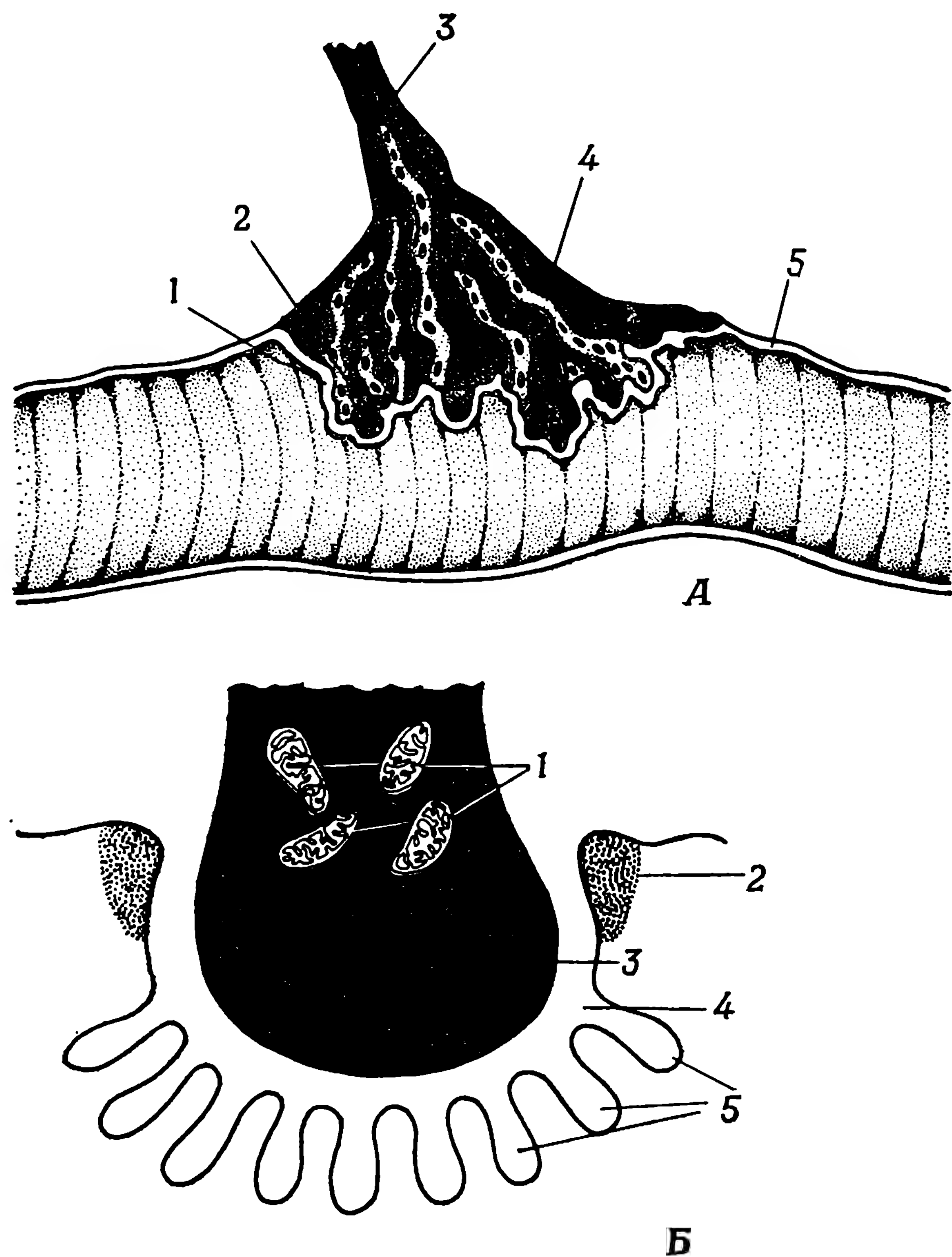


Рис. 296. Строение нервно-мышечного соединения.

А. Общая схема. 1 — плазматическая мембрана; 2 — элементарное окончание; 3 — нерв; 4 — участок аксона, лежащий под сарколеммой; 5 — сарколемма. Б. — Отдельное нервное окончание, как бы вдавленное в оболочку мышечного волокна; видны синаптические пузырьки, содержащие ацетилхолин. Плазматическая мембрана мышечного волокна образует многочисленные складки. Полагают, что и синапсы между двумя нейронами имеют сходную структурно-функциональную организацию. 1 — митохондрии; 2 — холинэстераза; 3 — пузырьки с ацетилхолином; 4 — синаптическая щель; 5 — складки.

вовать с ацетилхолином. Двигательные окончания выделяют ацетилхолин отдельными порциями, каждая из которых содержит около 1000 молекул медиатора. Для выделения ацетилхолина необходимы ионы кальция, тогда как ионы магния тормозят этот процесс. На электронных микрофотографиях нервных окончаний, образующих синапсы, можно видеть скопления синаптических пузырьков диаметром от 20 до 65 нм (рис. 297), в которых содержится ацетилхолин. Каким образом потенциал действия вызывает освобождение заключенных в таком пузырьке молекул ацетилхолина, до сих пор не известно; однако существование этих пузырьков позволяет объяснить полярность синапса, т. е. его способность передавать импульс только с аксона на дендрит, но не в обратном направлении. Окончания некоторых нейронов выделяют не ацетилхолин, а *норадреналин* (такие аксоны называют *адренергическими* волокнами

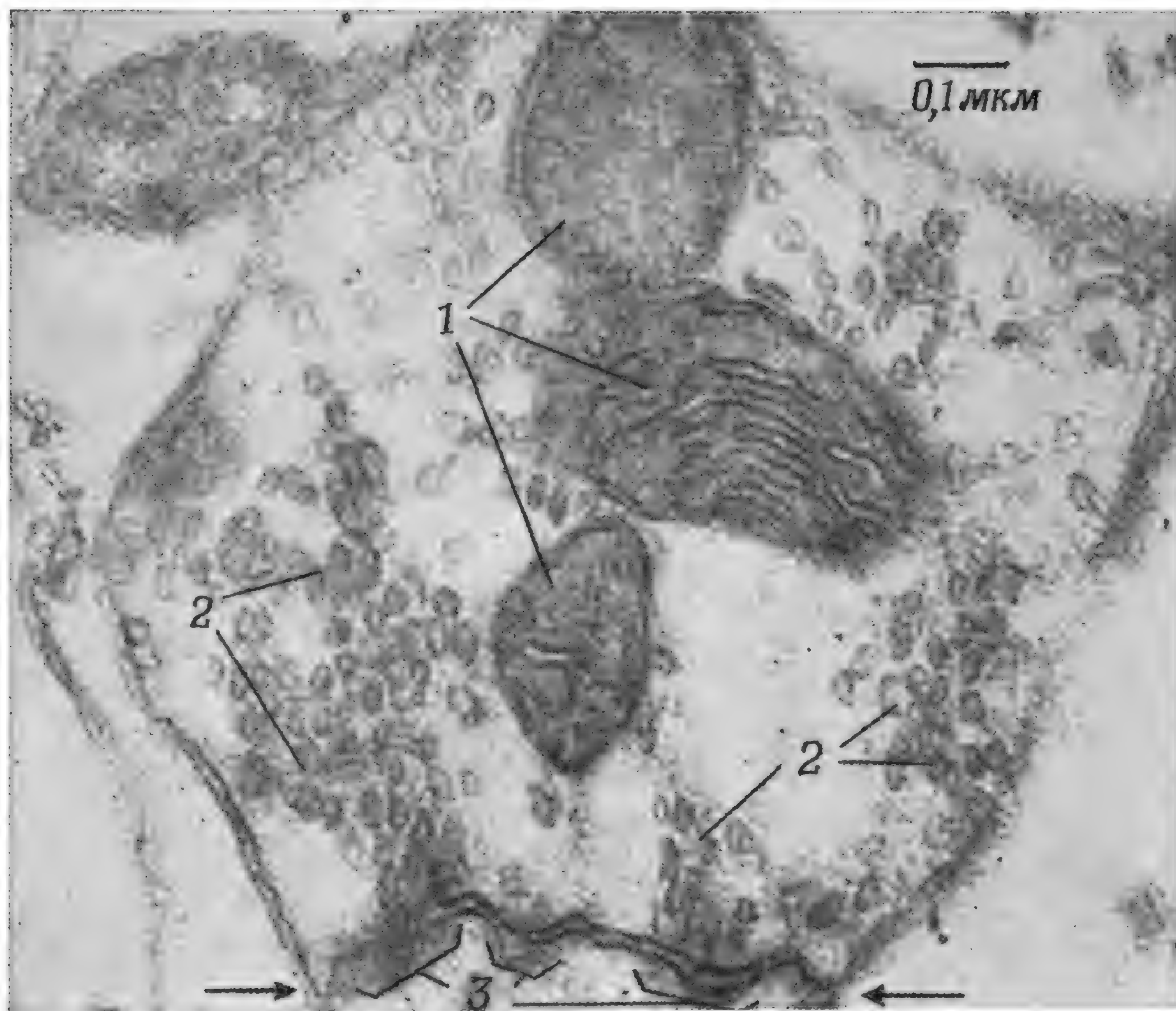


Рис. 297. Электронная микрофотография синаптического окончания в возбужденной обонятельной луковице крысы.

Окончание содержит три митохондрии (1) и несколько синаптических пузырьков (2). Зона контакта между двумя нейронами показана двумя стрелками. Видно утолщение мембран нервных волокон в зоне контакта (3).

в отличие от *холинергических*, передающих импульсы с помощью ацетилхолина). Норадреналин тоже накапливается в синаптических пузырьках и может освобождаться под действием приходящих импульсов. Возможно, что существуют синапсы с химическими медиаторами иных типов.

Информация, передаваемая по аксонам в форме потенциалов действия, перекодируется в синапсах при помощи процессов, допускающих плавное изменение порога передачи, облегчение и суммацию возбуждающих и тормозных импульсов. Именно эти процессы лежат в основе регуляции поведения животных, а также более сложных форм научения, памяти и мышления, свойственных человеку.

215. ТУРГОРНОЕ ДАВЛЕНИЕ И ПЛАЗМОЛИЗ

Может показаться, что передача нервных импульсов, происходящая, например, в то время, когда мы слушаем прекрасную симфонию, очень далека от такого явления, как увядание листа салата, и тем не менее оба эти процесса имеют общую основу, будучи связаны с биологическими мембранами и их ионными насосами. У многих растений опорные функции несут толстые целлюлозные стенки, вырабатываемые каждой клеткой; у деревянистых

растений эти стенки для большей прочности пропитаны сложным химическим соединением — *лигнином*. У других растений той же цели служит *тургорное давление*. В растительной клетке внутри целлюлозной оболочки находятся одна или несколько крупных вакуолей, наполненных *клеточным соком*. Этот сок представляет собой водный раствор различных солей, сахаров, аминокислот и других органических веществ. Плазматическая и вакуолярная мембраны, отделяющие клеточный сок от жидкости, находящейся снаружи, обладают избирательной проницаемостью: вода проходит через них значительно легче, чем неорганические ионы и сложные органические молекулы. Если концентрация солей в клеточном соке выше, чем в наружной жидкости, как это обычно бывает, то вода стремится попасть в вакуоль: она передвигается за счет диффузии от места с более высокой ее концентрацией к зоне с более низкой концентрацией. Поступающая вода растягивает вакуоль и прижимает цитоплазму к наружной целлюлозной стенке (рис. 298). Целлюлозная стенка, обладающая некоторой эластичностью, под действием внутреннего давления растягивается. После того как в клетку поступит определенное количество воды, достигается равновесие, при котором давление, оказываемое растянутой клеточной стенкой, соответствует дав-

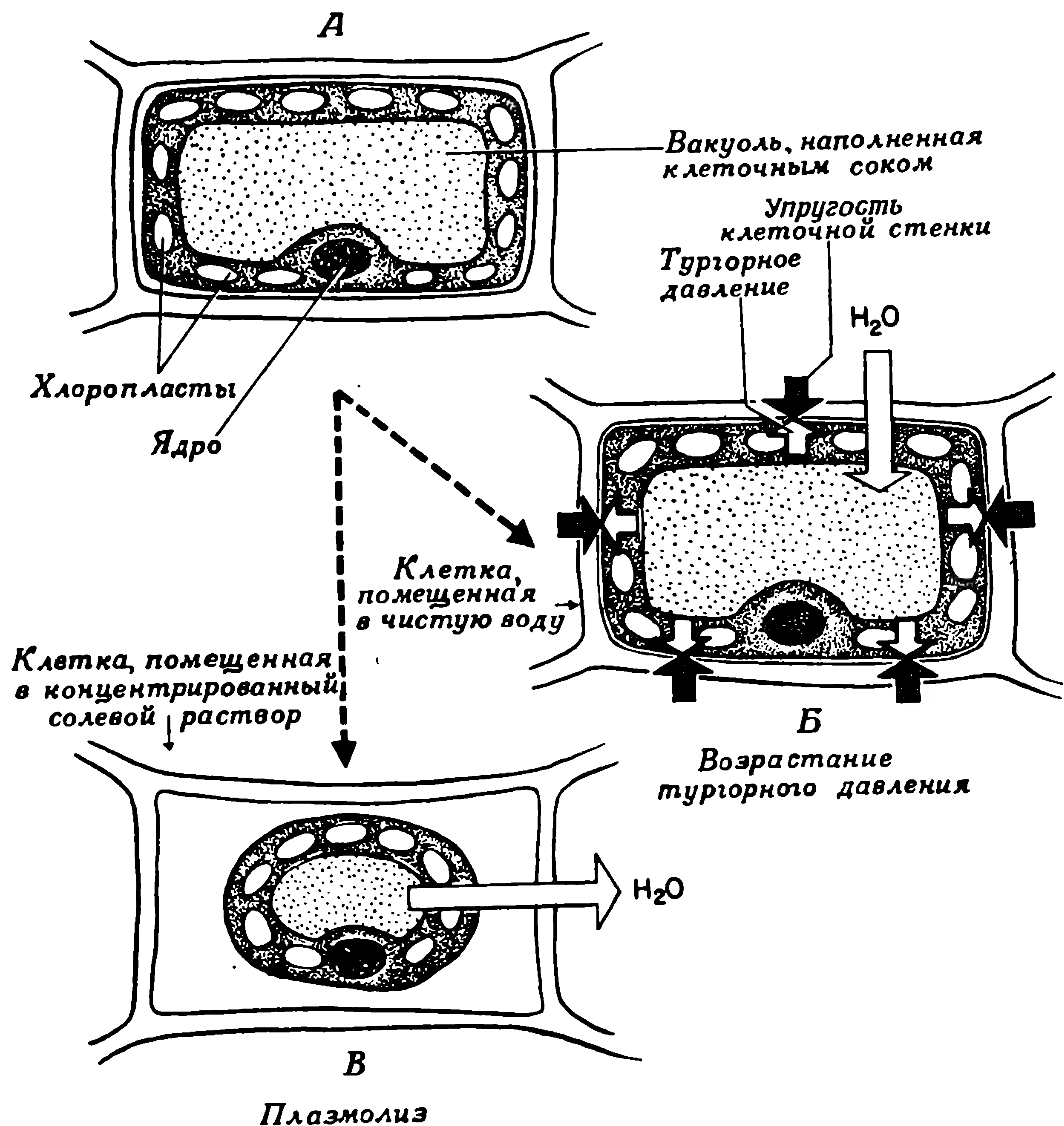


Рис. 298. Схема, иллюстрирующая действие осмотических сил и передвижение молекул воды, приводящее к возрастанию тургорного давления или к плазмолизу.

лению, оказываемому клеточным соком. В дальнейшем число молекул воды, поступающих в вакуоль, становится равным числу молекул, выходящих из нее, и общий объем клеточного сока остается постоянным. Тургорное давление, оказываемое содержимым клетки на клеточную стенку, не следует смешивать с осмотическим давлением клеточного сока. Последнее представляет собой давление, которое создалось бы в том случае, если бы клеточный сок был отделен от чистой воды мембраной, совершенно непроницаемой для всех растворенных веществ, находящихся в клеточном соке. Тургорное давление ниже осмотического давления клеточного сока, так как: 1) жидкость снаружи клеток обычно представляет собой не чистую воду, а разбавленный солевой раствор и 2) клеточные мембраны проницаемы для солей и других соединений, растворенных в клеточном соке. Со временем эти вещества диффундировали бы через мембраны и снизили тургорное давление, если бы живая клетка не обладала механизмами, позволяющими ей активно всасывать одни вещества и выводить наружу другие.

Кроме того, благодаря фотосинтезу клетка создает новые органические молекулы, повышая таким образом концентрацию в клеточном соке растворенных веществ, а следовательно, повышая и тургорное давление. В молодых клетках тургорное давление служит силой, растягивающей клеточные стенки, что обеспечивает клетке возможность роста.

Если концентрация солей во внеклеточной жидкости выше, чем в клеточном соке, как, например, при погружении листа салата в концентрированный солевой раствор, то вода диффундирует из клетки наружу, перемещаясь из зоны с большей концентрацией воды в зону с меньшей ее концентрацией. В результате этого тургорное давление внутри клетки снижается и лист увядает.

Когда клетка теряет воду и объем клеточного сока в ней уменьшается, ее содержимое уже не прижато к целлюлозной клеточной стенке, а съеживается и отстает от стенки — происходит так называемый *плазмолиз* (рис. 298). Растительные клетки, помещенные в гипертонический раствор, в конце концов погибают,

но если после кратковременного воздействия такого раствора перенести их в чистую воду, их тургор может восстановиться.

216. СОКРАТИТЕЛЬНЫЕ ВАКУОЛИ И МЕМБРАННЫЕ НАСОСЫ

Растительная или животная клетка, помещенная в неизотонический по отношению к ней раствор, иногда может приспособиться к такой среде; это может произойти либо в результате изменения содержания воды в протоплазме, либо за счет активного «перекачивания» тех или иных растворенных веществ в клетку или из клетки наружу. У амёб, парамеций и других простейших, обитающих в пресной воде, которая сильно гипотонична по отношению к их протоплазме, выработались *сократительные вакуоли*, которые отсасывают воду из протоплазмы и выводят ее наружу.

Некоторые организмы, живущие в море, приспособились к высокой концентрации солей в морской воде; в их внутриклеточной жидкости концентрация солей такая же, как и в окружающей воде. У других животных, например у некоторых костных рыб, клетки жаберного эпителия снабжены «насосами», выводящими наружу избыточную соль. Рыбы, мигрирующие из пресной воды в соленую и обратно, например лососевые, должны быть приспособлены к жизни и в той, и в другой среде. Морские чайки, которые пьют соленую воду, освобождаются от избытка соли с помощью особой солевой железы, находящейся в носу. У многих морских водорослей выработались мембранные насосы, настолько эффективно извлекающие из морской воды иод, что концентрация его в клетках может быть в 2 млн. раз выше, чем в окружающей воде. Оболочники обладают примерно такой же способностью извлекать из морской воды и накапливать *ванадий*.

217. ДЫХАНИЕ: ГАЗООБМЕН ЧЕРЕЗ МЕМБРАНЫ

Дыханием обычно называют совокупность процессов, при помощи которых животные и растительные клетки потребляют кислород, отдают двуокись углерода и преобразуют энергию в биологически полезные формы, чаще всего в химическую энергию АТФ (разд. 39). Первоначально под дыханием имели в виду просто вдыхание и выдыхание воздуха. Позже дыханием стали называть также обмен газами между клеткой и окружающей средой, а в настоящее время этот термин распространяется и на те ферментативные процессы, с которыми свя-

зано использование клеткой кислорода. Как кислород, так и двуокись углерода хорошо растворимы в липидах и легко проходят через липидные слои плазматической и внутриклеточных мембран путем простой диффузии. У таких мелких водных животных, как туфелька или гидра, процесс газообмена весьма несложен: растворенный кислород диффундирует из окружающей воды в клетки, а двуокись углерода диффундирует наружу; каждый из этих газов перемещается «вниз» по химическому градиенту. Такой газообмен называют *прямым дыханием*, так как клетки организма непосредственно обмениваются кислородом и CO_2 с окружающей средой; здесь нет надобности ни в какой особой дыхательной системе.

Впоследствии, когда появились более крупные, сложно организованные формы и прямой газообмен между каждой клеткой и окружающей животное средой стал невозможным, у животных выработались различные виды *непрямого дыхания* и особые специализированные для этой функции органы (рис. 325). Такой специализированный орган должен иметь тонкую стенку, не препятствующую диффузии; он должен всегда оставаться влажным, чтобы кислород и CO_2 могли растворяться в воде; наконец, он должен хорошо снабжаться кровью или соприкасаться с внеклеточными жидкостями, омывающими клетки. К органам газообмена относятся *легкие, жабры, трахеи* и даже влажная кожа. Поглощение органами дыхания и клетками кислорода и выделение ими двуокиси углерода — это самый яркий пример перехода значительных количеств вещества через мембраны путем чисто физического процесса диффузии.

218. «РАСПОЗНАВАНИЕ» ОДНИХ КЛЕТОК ДРУГИМИ

Чем вызывается передвижение клеток и как они «распознают» друг друга? Разработка методов выращивания изолированных клеток в культуре сделала возможным экспериментальное исследование этих вопросов. У зародышей высших позвоночных первичные половые клетки первоначально появляются в *желточном мешке*, а затем мигрируют на значительное расстояние и попадают в будущие *гонады*. В процессе гастрюляции и органогенеза совершаются и другие перемещения клеток. В формировании тканей существенную роль играет избирательное «склеивание» отдельных клеток друг с другом. Специфическое «распознавание» одних клеток другими и их слипание, по-видимому, также обусловлены особыми свойствами плазматической мембраны.

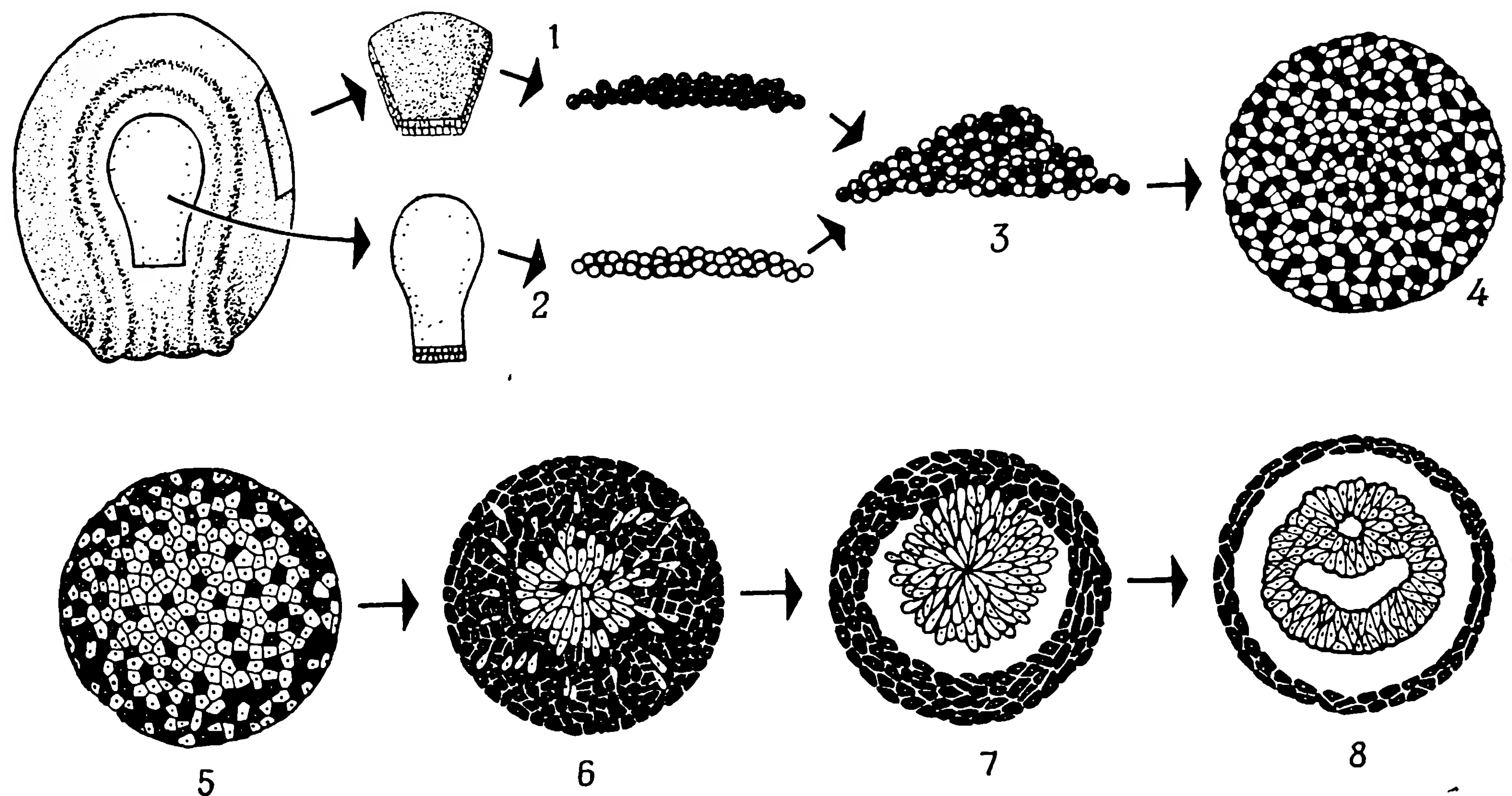


Рис. 299. Реагрегация диссоциированных зародышевых клеток амфибий.

Диссоциированные клетки, взятые из нервной пластинки (1) и из брюшной эктодермы (2), смешивали в культуре ткани (3), и из них формировалась гетерогенная масса (4). Затем клетки каждого типа начинали мигрировать в надлежащих направлениях (5—7). В конце концов клетки нервной пластинки округлялись и собирались в центральном участке, образуя подобие нервной трубки, эктодермальные же клетки оказывались на поверхности и объединялись, образуя новый эпидермис (8).

Это «распознавание» было продемонстрировано на губках. Протирая губку через сито, можно разделить ее на отдельные клетки, а затем наблюдать реагрегацию (воссоединение) хоаноцитов и амебоцитов, приводящую к образованию целой губки (разд. 175). Специфичность такого взаимодействия клеток установили, смешивая клетки растертых губок двух видов, различавшихся по окраске — кремовой и оранжевой. Вначале формировались агрегаты из клеток обоих видов; однако клетки продолжали двигаться и перегруппировываться, пока наконец не образовались комочки, каждый из которых содержал клетки лишь какого-нибудь одного цвета. Для реагрегации необходимы ионы Ca^{2+} и Mg^{2+} , а также какой-то растворимый фактор, который освобождается при разъединении клеток губки с помощью химического воздействия; по-видимому, это белок, так как он быстро теряет свою активность при кипячении, но сохраняет ее после обработки рибонуклеазой, дезоксирибонуклеазой или коллагеназой. Клетки способны синтезировать этот белковый материал при комнатной температуре (22°C), но не вырабатывают его, если держать их на холоде (5°C). Белки, необходимые для агрегации клеток, видоспецифичны: каждый из них вызывает соединение клеток только одного, «своего» вида. Если разрушить тела двух разных губок, *Haliclona* и *Microciona*,

и содержать смесь диссоциированных клеток при 5°C , с тем чтобы они не могли синтезировать белковый фактор агрегации, то при добавлении фактора агрегации *Haliclona* возникали синевато-пурпурные агрегаты, состоявшие из клеток *Haliclona*, в то время как оранжево-красные клетки *Microciona* оставались диссоциированными; напротив, при добавлении фактора агрегации *Microciona* возникавшие комплексы состояли только из клеток *Microciona*.

Такого же рода морфогенетические перемещения клеток и их специфическое взаимное «распознавание» наблюдается в опытах с диссоциированными клетками зародышей хвостатых амфибий. Из смеси будущих эпидермальных клеток эмбриона *Amblystoma* и будущих нервных клеток эмбриона *Triturus* формируется шарик, напоминающий бластулу, затем эпидермальные клетки мигрируют на поверхность этого шарика, а нервные — внутрь, и возникает образование, в котором можно узнать нервную трубку, окруженную двойным слоем клеток эпидермиса (рис. 299). Клетки этих двух видов животных имеют различную пигментацию, и это помогало различать их в ходе эксперимента.

Аналогичные эксперименты были проведены с клетками куриных и мышиных зародышей. Диссоциацию клеток вызывали путем удаления ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} и кратковременной обработки

эмбрионов трипсином. Эксперименты показали, что клетка может «распознавать» другие клетки того же типа и присоединяться к ним. Из смеси хрящевых и печеночных клеток формировались агрегаты, состоявшие из клеток либо того, либо другого типа, но не обоих одновременно. При низкой температуре агрегация клеток подавляется; это позволяет предполагать, что процесс требует затраты энергии. В дальнейших опытах печеночные и хрящевые клетки курицы инкубировали вместе с почечными и хрящевыми клетками мыши. В отличие от клеток губок, которые группировались по видовому признаку, эти клетки объединялись на основе *тканевой*, а не видовой специфичности. Почечные клетки мыши и курицы объединялись, формируя почечные канальцы, а хрящевые клетки обоих видов, объединяясь, образовывали кусочек хряща и секретировали основное вещество (рис. 300).

Ткань, состоящую из клеток двух разных особей или особей двух разных видов и, следовательно, неоднородную по генетической конституции, называют *химерной* тканью (химера — древнегреческое мифологическое чудовище с головой льва, телом козы и хвостом змеи). Природа факторов, играющих роль во взаимном распознавании и соединении клеток, еще далеко не ясна; это одна из интереснейших проблем, связанных с физиологией клеточных мембран.

219. КЛЕТОЧНЫЙ ГОМЕОСТАЗ

Клетки — создания необычайно консервативные, они располагают многообразными средствами для поддержания «статус-кво». Любая клетка способна функционировать лишь до тех пор, пока изменения ее внутренних компонентов и состава жидкости, омывающей ее

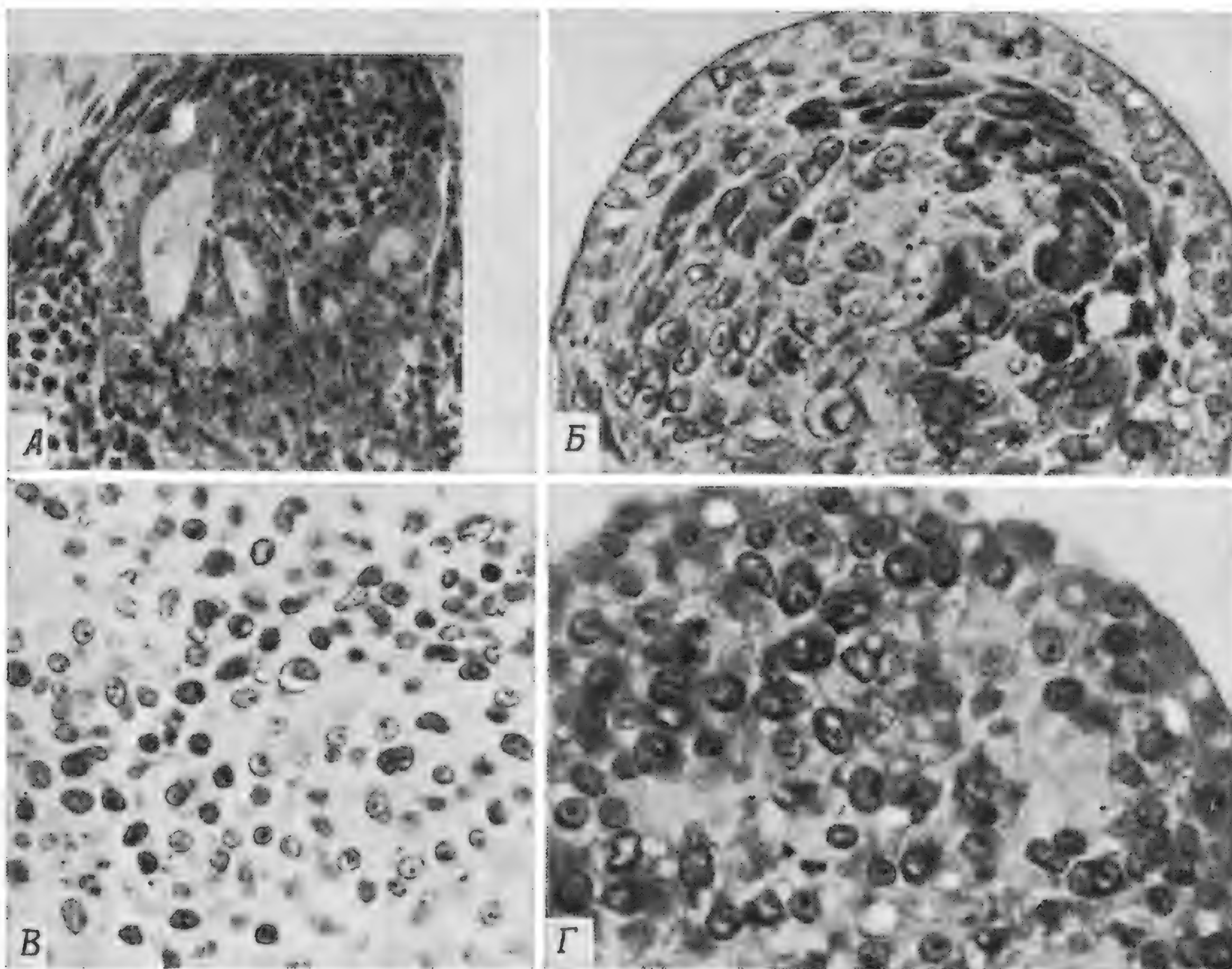


Рис. 300. Объединение однотипных клеток в культуре.

А. Агрегат из хрящевых клеток мыши (с темными ядрами) и печеночных клеток курицы. Б. Агрегат из печеночных клеток курицы (более светлый наружный слой) и клеток мышиной меланомы. В. Смешанная популяция, образующаяся из хрящевых клеток мыши и курицы в общем основном веществе хряща. Мышиные клетки можно отличить по более темным ядрам. Г. Печеночные клетки крысы и курицы, образовавшие единую смешанную ткань.

Рис. 301. Сравнение химического состава внеклеточной и внутриклеточной жидкостей.

Внеклеточная жидкость		Внутриклеточная жидкость	
Na ⁺	137 мэкв/л	10 мэкв/л	
K ⁺	5 мэкв/л	141 мэкв/л	
Ca ²⁺	5 мэкв/л	0 мэкв/л	
Mg ²⁺	3 мэкв/л	62 мэкв/л	
Cl ⁻	103 мэкв/л	4 мэкв/л	
HCO ₃ ⁻	28 мэкв/л	10 мэкв/л	
Фосфаты	4 мэкв/л	75 мэкв/л	
SO ₄ ²⁻	1 мэкв/л	2 мэкв/л	
Глюкоза	90 мг %	0—20 мг %	
Аминокислоты	30 мг %	200 мг % ?	
Холестерин	0,5 г %	2—95 г %	
Фосфолипиды			
Нейтральные жиры			
PO ₂	35 мм рт.ст.	20 мм рт.ст ?	
Pco ₂	46 мм рт.ст.	50 мм рт.ст ?	
pH	7,4	7,1 ?	

плазматическую мембрану, не переходят известных границ. На рис. 301 приведены типичные цифры, характеризующие состав внутриклеточных и внеклеточных жидкостей у человека. Клетки, выделенные из организма, могут жить неопределенно долгое время, если поместить их в жидкость, содержащую все необходимые вещества, и создать в ней такие же физические условия, какие существуют в жидкостях тела. У живых организмов выработалось поразительное разнообразие механизмов для поддержания постоянства внутренней среды. У человека, так же как и у всех позвоночных, этой внутренней средой служит *внеклеточная жидкость*, омывающая по существу все клетки тела. Клод Бернар более ста лет назад описал эту удивительную стабильность состава внеклеточной жидкости и отметил ряд механизмов, с помощью которых млекопитающие и птицы поддерживают его постоянство. Некоторые механизмы регуляции внеклеточной среды имеются и у низших животных, но они не так эффективны, как у млекопитающих. Уолтер Кэннон в начале XX века исследовал ряд других механизмов, поддерживающих постоянство

внутренней среды; эту активную стабилизацию внеклеточной среды, стремление организма обеспечивать ее постоянство, несмотря на изменения внешних условий, он назвал *гомеостазом*. Механизмы гомеостаза будут более подробно рассмотрены позже (гл. XIX), однако здесь следует отметить, что в их основе лежат функции биологических мембран, связанные с простой физической диффузией, облегченной диффузией и активным переносом. У человека одним из важнейших органов, поддерживающих постоянство внеклеточной среды, является почка, хотя в этом участвуют также легкие, пищеварительный тракт и кожа. В сущности почти каждый орган играет какую-то роль в регулировании одного или нескольких компонентов внеклеточной жидкости.

Система кровообращения снабжает все части организма кровью и растворенными в ней веществами. Вода и растворенные материалы переходят из крови в жидкости, омывающие каждую клетку. Это обеспечивает постоянный обмен различными материалами между разными частями тела, а непрерывное смешивание жидкостей помогает поддерживать постоянство их

состава. Дыхательная система — легкие, жабры или иные органы — обеспечивает поступление кислорода из внешней среды в кровь, которая разносит его по всему организму и передает жидкостям, непосредственно окружающим клетки. В то же время двуокись углерода, образующаяся в процессе метаболизма клетки, переходит через внеклеточную жидкость, кровь и дыхательную поверхность во внешнюю среду. Пищеварительная система перерабатывает пищу, после чего питательные вещества всасываются в кровь или лимфу и доставляются клеткам через внеклеточную жидкость. Печень, мышцы и другие ткани в результате ферментативных реакций, составляющих так называемый промежуточный обмен, превращают эти питательные вещества в другие соединения и накапливают освобождающуюся

при этом энергию в форме АТФ и других молекул с макроэргическими связями. Почки регулируют концентрацию многих веществ в крови и удаляют из нее ненужные продукты обмена. Каждый из этих процессов в свою очередь регулируется приспособлениями, поддерживающими его постоянство. Многие из таких приспособлений основаны на принципе *обратной связи*: например, накопление определенного вещества ведет к замедлению реакции, в процессе которой оно синтезируется, а недостаток этого вещества — к ускорению той же реакции. Функции отдельных органов представляют собой совокупный результат функций отдельных клеток этих органов, а эти клеточные функции в свою очередь зависят от свойств клеточных мембран.

Для биосинтеза макромолекул каждой клетке любого растения или животного необходимо соответствующее «сырье» — сахара, аминокислоты, пурины, пиримидины, жирные кислоты и т. д., которые она должна либо синтезировать сама, либо получать тем или иным путем из окружающей среды. Клетки не поглощают готовые макромолекулы в количествах, достаточных для ее питания; каждая клетка «собирает» их сама из соответствующих структурных элементов — гликоген или крахмал из моносахаридов, белки из аминокислот, нуклеиновые кислоты из пуринов и пиримидинов, а сложные липиды из жирных кислот. Автотрофные представители биосферы способны самостоятельно синтезировать сахара и другое биохимическое «сырье» из простых неорганических материалов — двуокиси углерода, воды и минеральных веществ. Наиболее простые автотрофы — некоторые водоросли — состоят из одной клетки, в которой и синтезируется все необходимое для построения даже самых сложных макромолекул. У более крупных «высших» растений, например деревьев и кустарников, фотосинтез происходит лишь в определенных органах — листьях, а не во всех клетках тела; поэтому такие растения должны какими-то способами доставлять простые органические молекулы, образующиеся в листьях путем фотосинтеза, к клеткам стебля и корня, которые обычно лишены хлорофилла и не способны к фотосинтезу. Клетки стебля и корня при построении своих макромолекул используют небольшие органические молекулы, синтезируемые в листьях и доставляемые оттуда транспортной системой растения — флоэмой.

Гетеротрофные организмы — грибы и другие незеленые растения и все животные — не могут использовать энергию света для синтеза сахаров и иных органических веществ с небольшими молекулами. Однако у них имеются все ферменты, необходимые для того, чтобы при наличии этих исходных веществ синтезировать множество других органических соединений и строить собственные макромолекулы. Человек, например, нуждается в сахарах как источнике энергии и в некоторых других органических веществах, которые он не способен синтезировать: в «незаменимых» аминокислотах,

«незаменимых» ненасыщенных жирных кислотах и витаминах. Получая эти исходные материалы, клетки человека и животных могут синтезировать пурины и пиримидины, а из этих последних — нуклеиновые кислоты; они могут также синтезировать гликоген и другие полисахариды из глюкозы, сложные липиды и стерины из ацетилкофермента А и белки из 20 различных видов аминокислот (некоторые из этих аминокислот также могут быть синтезированы из других предшественников).

Наша пища, так же как пища других животных, — это не просто смесь глюкозы, жирных кислот и иных веществ, необходимых организму в качестве «сырья»: она состоит из белков, жиров, полисахаридов, полинуклеотидов и других сложных молекул, которые нужно сначала «переварить», т. е. гидролизовать до более простых составных частей — только эти продукты расщепления могут доставляться клеткам организма и усваиваться ими. Структурные компоненты молекул белков, жиров и углеводов соединены чаще всего *ангидридными связями*, образующимися путем отнятия молекулы воды или при какой-либо эквивалентной реакции. Эти связи разрываются в результате гидролитического расщепления, сопровождающегося добавлением молекулы воды. В один из продуктов расщепления включается при этом H^+ , а в другой — OH^- . *Пептидные связи* белков, *гликозидные связи* полисахаридов и *эфирные связи* нуклеиновых кислот и жиров — все это ангидридные связи. Ферменты высокоспецифичны в отношении субстратов, на которые они действуют, и типов связей, которые они могут разрывать или создавать; поэтому для гидролиза связей различного типа нужны разные ферменты. В процессе *пищеварения* у различных организмов — от амебы до человека — участвуют одни и те же или очень близкие группы ферментов, однако место образования этих ферментов, место их действия и механизм регуляции всего процесса различны. Пищеварение может быть *внутриклеточным* — в этом случае пищевые частицы захватываются клеткой путем фагоцитоза и пищеварительные ферменты действуют на них в особых вакуолях внутри клетки, или *внеклеточным* — ферменты выделяются

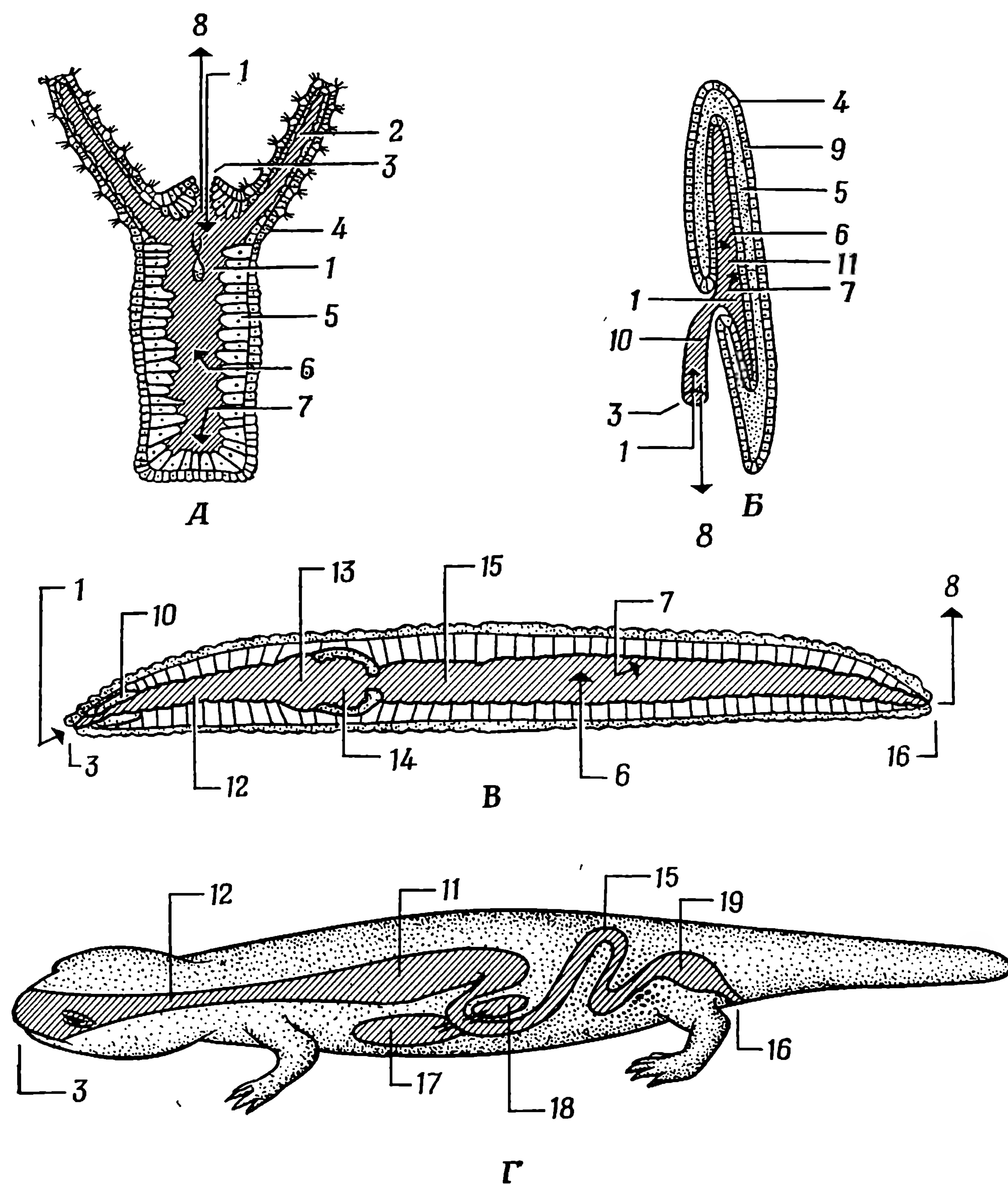


Рис. 302. Структурная основа процессов пищеварения у гидры, планарии, дождевого червя и тритона.

Можно видеть черты сходства и различия в строении пищеварительных систем у этих весьма далеких друг от друга форм. А. Гидра. Б. Планария. В. Дождевой червь. Г. Тритон. 1 — пища; 2 — щупальце; 3 — рот; 4 — эктодерма; 5 — энтодерма; 6 — ферменты; 7 — всасывание пищи; 8 — отбросы; 9 — мезодерма; 10 — глотка; 11 — желудок; 12 — пищевод; 13 — зоб; 14 — мышечный желудок; 15 — кишка; 16 — анальное отверстие; 17 — печень; 18 — поджелудочная железа; 19 — клоака.

в какую-либо полость, обычно в просвет кишки, где они приходят в соприкосновение с пищей и вызывают гидролиз отдельных ее компонентов.

220. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ

Многие животные (губки, двусторчатые моллюски, оболочники и даже некоторые киты) добывают себе пищу, отцеживая из морской или прудовой воды микроскопические растительные и животные организмы. Хоаноциты губок захватывают эти мельчайшие частицы пищи путем *фагоцитоза* и переваривают их в своей цитоплазме. Некоторые паразиты, например ленточные черви, живут в кишечнике человека и других позвоночных и всасывают из окружающей жидкости уже переваренную пищу. Простейшие питаются либо микроскопическими растениями или животными, либо частицами неживого органического материала, поглощая их также путем *фагоцитоза*. Когда амеба захватывает другое простейшее — инфузорию или жгутиковое, — вокруг него образуется пи-

щеварительная вакуоль. В полость этой вакуоли, через ее мембрану, выделяются гидролитические ферменты, синтезируемые в цитоплазме, и в то время как вакуоль циркулирует внутри клетки, в ней происходит переваривание пищи. Продукты пищеварения всасываются через вакуолярную мембрану и используются для получения биологически полезной энергии или же для синтеза макромолекул, а непереваренные остатки выталкиваются из клетки наружу.

У кишечнополостных и плоских червей имеется *гастроваскулярная полость*, выстланная *энтодермой*, клетки которой выделяют в нее пищеварительные ферменты. В этой полости происходит частичное переваривание добычи (мелких животных), поступающей в нее через рот. Затем кусочки пищи всасываются клетками энтодермы, и переваривание их завершается в пищеварительных вакуолях. Таким образом, пищеварение у этих животных частично внеклеточное, а частично внутриклеточное. У плоских червей гастроваскулярная полость может быть сильно разветвленной и ветви ее могут

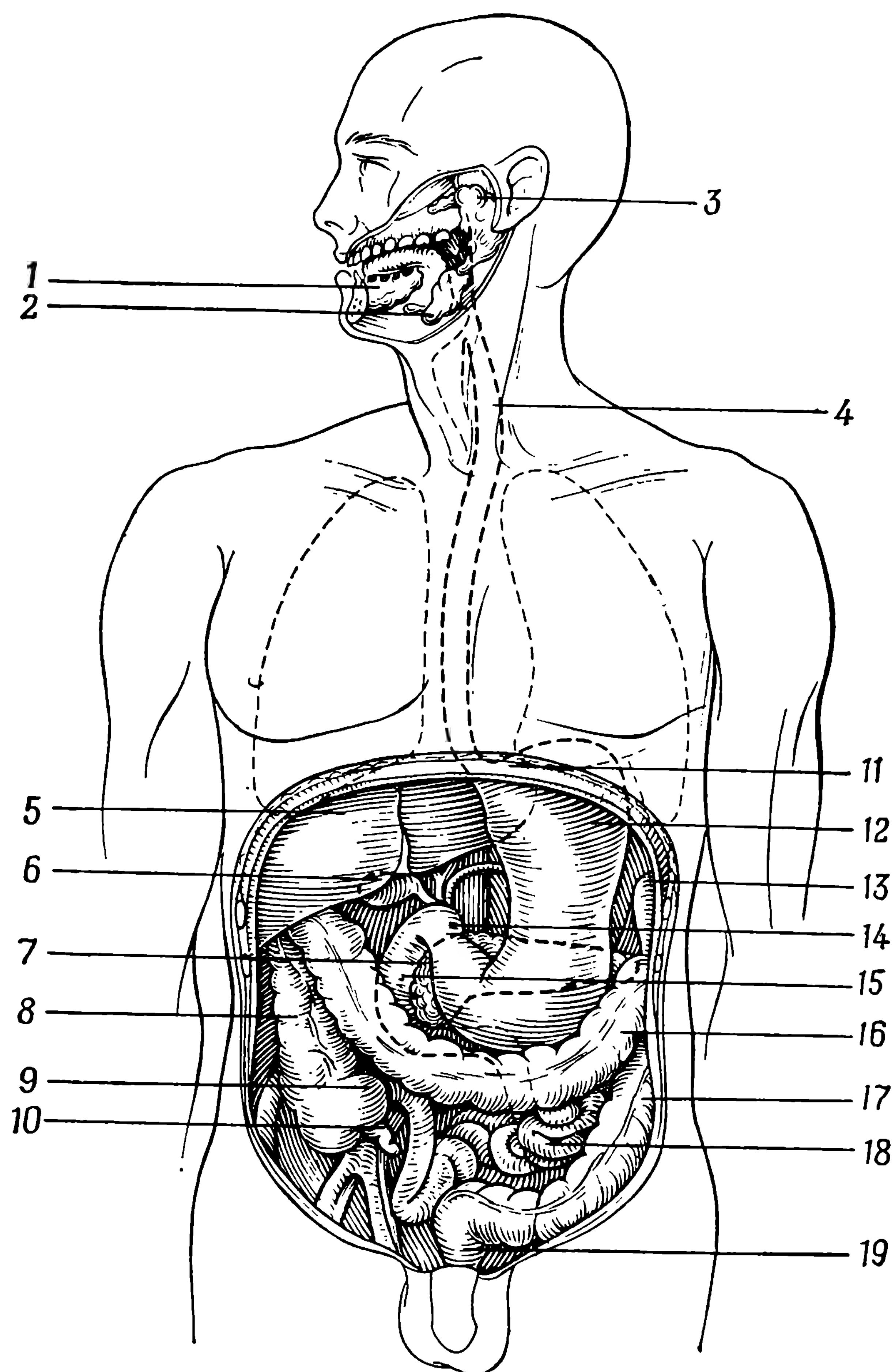


Рис. 303. Схема пищеварительной системы человека.

Печень, которая в действительности закрывает часть желудка и двенадцатиперстной кишки, отвернута назад, чтобы показать эти органы и желчный пузырь, лежащий на ее нижней поверхности. 1 — подъязычная слюнная железа; 2 — подчелюстная слюнная железа; 3 — околоушная слюнная железа; 4 — пищевод; 5 — печень; 6 — желчный пузырь; 7 — поджелудочная железа; 8 — восходящая ободочная кишка; 9 — баугиниева заслонка (клапан в месте перехода тонкой кишки в толстую); 10 — аппендикс; 11 — диафрагма; 12 — желудок; 13 — селезенка; 14 — привратник; 15 — двенадцатиперстная кишка; 16 — поперечная ободочная кишка; 17 — нисходящая ободочная кишка; 18 — тонкая кишка; 19 — прямая кишка.

пронизывать большую часть тела, что облегчает распределение пищи. Ни у кишечнополостных, ни у плоских червей нет анального отверстия, и непереваренные остатки выбрасываются через рот.

У большинства остальных беспозвоночных и у всех позвоночных пищеварительный тракт представляет собой трубку с отверстиями на обоих концах: пища поступает в нее через рот, а непереваренные остатки выходят через *анальное отверстие* (рис. 302). Пищеварительный тракт может быть коротким или длинным, прямым или извилистым и часто бывает подразделен на специализированные отделы. Эти

отделы, которые иногда носят одинаковые названия у весьма несходных животных, могут быть совершенно различными по строению и функции. Например, у дождевого червя пищеварительная система состоит из *рта*, мышечной *глотки*, которая выделяет слизистый материал, облегчающий передвижение частиц пищи, *пищевода*, тонкостенного *зоба*, где пища сохраняется про запас, *мышечного желудка* с толстыми стенками, где она измельчается при помощи мелких камешков, и прямой длинной *кишки*, в которой происходит внеклеточное пищеварение. Продукты переваривания пищи всасываются через стенку кишки путем простой диффузии, облегченной диффузии или активного переноса, а непереваренные остатки выходят через анальное отверстие наружу. У некоторых беспозвоночных — червей, головоногих моллюсков, ракообразных и морских ежей — имеются твердые зазубренные ротовые части, которыми животное может отрывать и измельчать куски пищи.

На ранних этапах эволюции позвоночных пищеварительная система постепенно усложнялась, в ней появлялись новые органы. У всех современных позвоночных, от рыб до человека, эта система построена по единому плану (рис. 303). За желудком следует первый отдел кишечника — *тонкая кишка*, в которой переваривается большинство видов пищи и большая часть ее всасывается; дальше идет *толстая кишка*, где процессы переваривания и всасывания (особенно всасывание воды) завершаются. К этой же системе органов относятся *печень* и *поджелудочная железа* — крупные пищеварительные железы, развивающиеся в онтогенезе как выросты пищеварительного тракта; они соединены с тонкой кишкой протоками и выделяют соответственно *желчь* и *панкреатический* (или *поджелудочный*) сок. Эти жидкости содержат ферменты и другие вещества, необходимые для переваривания пищи.

221. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ

Пищеварение, происходит ли оно у амебы или у человека, всегда связано с расщеплением сложных макромолекул на более простые компоненты путем гидролиза (т. е. присоединения воды), катализируемого ферментами из группы *гидролаз*. Разумеется, существуют специфические гидролазы, расщепляющие белки, жиры или полисахариды.

Важную часть пищевого рациона человека и большинства животных составляют полисахара-

риды, например крахмал и гликоген. Глюкозные остатки в этих очень крупных молекулах соединены *гликозидными связями* — ангидридными связями, соединяющими 4-й или 6-й углеродный атом одной молекулы глюкозы с 1-м углеродным атомом соседней молекулы. Эти связи гидролизуются под действием *амилаз* — ферментов, которые расщепляют полисахариды до дисахарида мальтозы, но неспособны разрывать связь между двумя глюкозными остатками, образующими мальтозу. Амилазы расщепляют α -гликозидные связи в молекулах крахмала и гликогена, но не действуют на β -гликозидные связи целлюлозы. Пищеварительный сок садовой улитки содержит β -гликозидазы, способные гидролизовать целлюлозу. У большинства позвоночных амилазу выделяет только поджелудочная железа, но у человека и некоторых других млекопитающих ее вырабатывают также и слюнные железы. Различные дисахариды расщепляются разными, специфичными для каждого из них ферментами: мальтозу расщепляет *мальтаза*, которая содержится в слюне и кишечном соке, сахарозу — *сахараза*, а лактозу — *лактаза* (β -галактозидаза); два последних фермента содержатся в кишечном соке. Конечными продуктами переваривания углеводов являются гексозы — глюкоза, фруктоза и галактоза, которые всасываются в кровяное русло через стенку кишки.

Существует несколько типов гидролаз, разрывающих пептидные связи белков, и каждый из них специфически действует на связи, занимающие определенное положение в полипептидной цепи (рис. 304). *Экзопептидазы* рас-

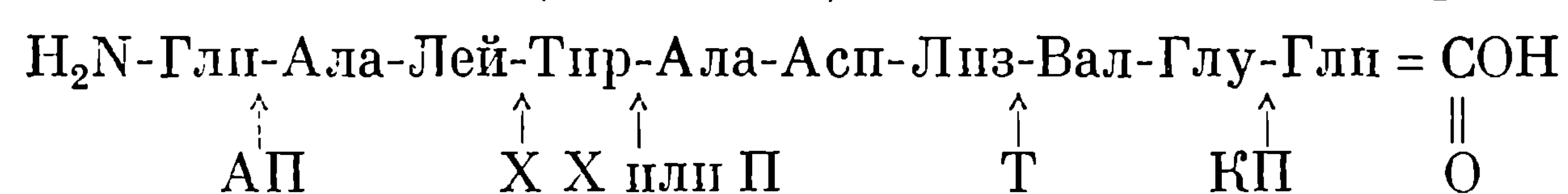


Рис. 304. Связи в пептидной цепи, расщепляемые различными ферментами: пепсином (П), трипсином (Т), химотрипсином (Х), аминопептидазой (АП) и карбоксипептидазой (КП).

щепляют связи между концевыми аминокислотами и остальной цепью. *Карбоксипептидаза* отщепляет аминокислоту со свободной концевой карбоксильной группой, а *аминопептидаза* — аминокислоту со свободной концевой α -аминогруппой. Другие гидролазы, так называемые *эндопептидазы*, разрывают только «внутренние» пептидные связи (связи между аминокислотами, ни одна из которых не является концевой). *Пепсин*, выделяемый определенными клетками слизистой желудка, *трипсин* и *химотрипсин*, секретируемые поджелудочной железой, — все это *эндопептидазы*, но они различаются по своей специфичности, т. е. в зависимости от того, какие связи они разрывают.

Пепсин разрывает связи, в образовании которых участвует тирозин или фенилаланин, трипсин — связи с участием лизина или аргинина, а химотрипсин — связи с участием тирозина, фенилаланина, триптофана, метионина или лейцина. Эндопептидазы разрывают пептидные цепи на более короткие фрагменты, которые подвергаются затем действию экзопептидаз. Совместное воздействие эндо- и экзопептидаз приводит в конце концов к полному расщеплению белковых молекул на отдельные аминокислоты. Эти свободные аминокислоты всасываются в кровь через клетки кишечной стенки (в результате процессов активного переноса).

Мощные протеолитические ферменты могли бы представить серьезную опасность для тканей, которые их секретируют. Однако пепсин, трипсин и химотрипсин выделяются не в готовом виде, а в форме неактивных предшественников — пепсиногена, трипсиногена и химотрипсиногена; это предотвращает переваривание ими белков тех клеток, которые сами их вырабатывают. В просвете пищеварительного тракта от предшественника отщепляется часть молекулы (неактивный фрагмент), и он превращается в активный фермент. *Пепсиноген* — белок с молекулярной массой 42 500 — под действием высокой концентрации ионов H^+ в желудочном соке, а также образовавшегося ранее пепсина превращается в активный пепсин, имеющий молекулярную массу 34 500. *Трипсиноген* превращается в трипсин под действием фермента *энтерокиназы*, выделяемого железами стенки кишечника, или под действием самого трипсина. Превращение *химотрипсиногена* в химотрипсин катализируется трипсином, но не химотрипсином. Поджелудочная железа, секретирующая трипсиноген и химотрипсиноген, для более надежной защиты своих клеток выделяет также «ингибитор трипсина» — белок с относительно небольшой молекулой, способный соединяться с молекулами активного трипсина (которые могут случайно образоваться в железе) и инактивировать их.

Количество белка, выделяемого с пищеварительными соками, не так мало, чтобы организм мог им пренебречь: оно составляет существенную долю всего белка, гидролизующегося в желудочно-кишечном тракте, и служит источником значительной части аминокислот, всасываемых кишечником. Одна только поджелудочная железа ежедневно секретирует около четверти всего содержащегося в ней белка. По произведенным оценкам, у человека с пищеварительными соками выделяется около 100 г белка в сутки, что сравнимо с общим содержанием белка в ежедневном рационе многих людей.

В дальнейшем эти белки подвергаются гидролизу и их аминокислоты всасываются вновь.

Переваривание жиров происходит под действием *эстераз*, которые разрывают эфирную связь между глицерином и жирной кислотой. У млекопитающих главной эстеразой является *липаза*, выделяемая поджелудочной железой. Липаза, подобно другим белкам, растворима в воде, но ее субстраты нерастворимы; поэтому она может действовать только на молекулы жира, находящиеся на *поверхности* жировой капли. Соли желчных кислот представляют собой поверхностно-активные вещества, уменьшающие поверхностное натяжение жиров; они разбивают крупные капли жира на очень мелкие капельки, тем самым сильно увеличивая поверхность, доступную действию липазы, что повышает скорость переваривания жира. В кишечнике обычно не существует оптимальных условий для полного гидролиза жиров до глицерина и жирных кислот. Продуктами переваривания являются глицерин и свободные жирные кислоты, а также моноглицериды, диглицериды и некоторое количество триглицеридов — нерасщепленных жиров.

Поджелудочная железа выделяет также *рибонуклеазу* — эстеразу, расщепляющую фосфорно-эфирные связи между соседними нуклеотидами в рибонуклеиновых кислотах, и *дезоксирибонуклеазу*, расщепляющую фосфорно-эфирные связи между нуклеотидами в дезоксирибонуклеиновых кислотах. Ферменты, завершающие расщепление нуклеиновых кислот, секретируются слизистой кишечника. *Фосфодиэстераза* отщепляет нуклеотиды по одному от конца полинуклеотидной цепи. После этого нуклеотиды подвергаются действию *фосфатаз*, отделяющих от молекулы фосфатную группу; остаются нуклеозиды, которые и всасываются.

222. РЕГУЛИРОВАНИЕ СЕКРЕЦИИ ФЕРМЕНТОВ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫМИ ЖЕЛЕЗАМИ

Каждая железа, вырабатывающая пищеварительные ферменты, должна получать стимул для выделения своих продуктов в надлежащее время и в нужном количестве. Слюна выделяется у нас во время еды, желудочный сок — когда пища попадает в желудок, а панкреатический сок и желчь — когда она переходит в двенадцатиперстную кишку, т. е. в начальный участок тонкой кишки. Непрерывная секреция ферментов железами была бы излишней и даже вредной. Координация выделения пищеварительных соков в зависимости от поступления пищи обеспечивается частично нервными, а частично гормональными механизмами. *Гормо-*

нами называют вещества, выделяемые в одной части организма и переносимые кровью в другую часть, где они вызывают тот или иной специфический эффект.

Запах пищи или присутствие ее во рту раздражает чувствительные клетки, заставляя их посылать импульсы в *центр слюноотделения*, находящийся в продолговатом мозгу; оттуда по центробежным нервным волокнам импульсы направляются к слюнным железам, побуждая их выделять слюну. Даже присутствие во рту безвкусных, лишенных запаха предметов, например камешков, стимулирует определенные клетки слизистой рта, которые таким же рефлекторным путем вызывают отделение слюны. Импульсы, возбуждающие центр слюноотделения, могут исходить и от высших центров головного мозга: одна лишь мысль о пище может вызвать усиленную секрецию слюны.

В 1822 году охотник Сент-Мартин получил огнестрельное ранение желудка, и после заживления раны у него остался свищ, ведущий из полости желудка через брюшную стенку наружу. Лечивший его армейский хирург Уильям Бьюмонт сделал ряд классических наблюдений относительно влияния различных пищевых и эмоциональных факторов на секрецию желудочного сока и другие функции слизистой желудка.

Значительной частью наших знаний о механизме, регулирующем секрецию желудочного сока, мы обязаны русскому физиологу И. П. Павлову, который разработал много экспериментальных методов (например, создание «павловского желудочка») и провел множество тонких опытов. Хотя в кругах психологов этот ученый больше известен своим открытием условных рефлексов (выработка у собак реакции слюноотделения в ответ на звонок и т. п.), его вклад в физиологию пищеварения столь же фундаментален. Один из опытов Павлова состоял в перерезке пищевода у собаки и выведении двух образовавшихся концов на поверхность шеи, так что при кормлении собаки пища, вместо того чтобы попадать в желудок, выходила наружу через отверстие в шее. Хотя пища при этом не использовалась, такое «мнимое кормление» приводило к выделению желудочного сока в количестве, равном примерно четверти нормального количества. Однако такой результат получался только в том случае, если *блуждающий нерв* (нерв, который содержит двигательные волокна, идущие к желудку и другим внутренним органам) оставался интактным. После перерезки этого нерва мнимое кормление уже не вызывало никакой реакции сокоотделения. Таким образом, секреция желу-

дочного сока, по крайней мере частично, находится под нервным контролем. Когда пищу вкладывают в ту часть перерезанного пищевода, которая ведет в желудок, так, что собака не может видеть пищу и ощущать ее запах или вкус, при поступлении пищи в желудок выделяется примерно половина нормального количества сока. Такое сокоотделение происходит даже после перерезки блуждающего нерва; из этого следует, что оно регулируется не только нервными стимулами.

Другие эксперименты показали, что если частично переваренная пища поступает в пилорическую область желудка, то определенные

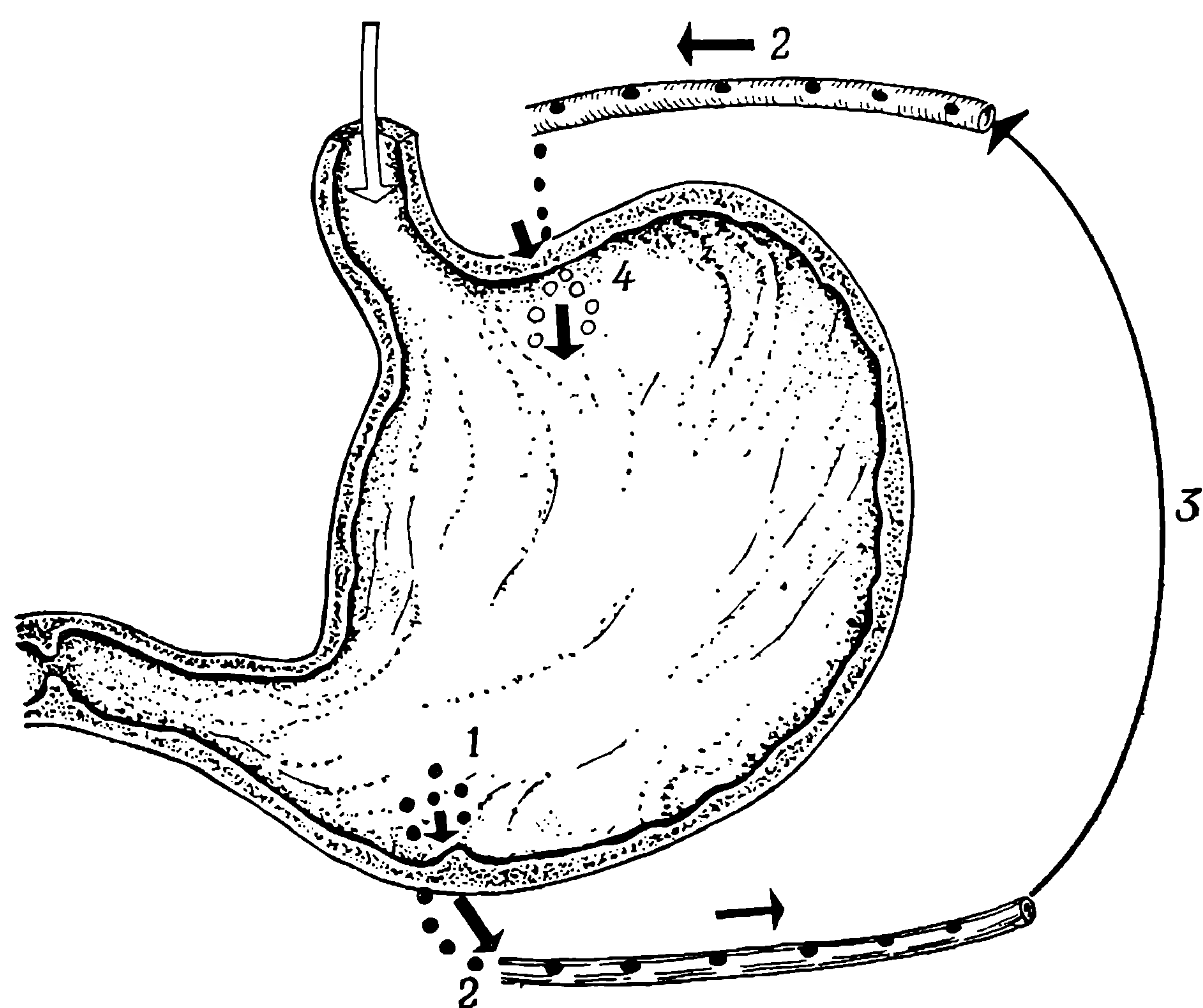


Рис. 305. Секретия гастрина, вызываемая присутствием пищи в желудке.

1 — белки; 2 — гастрин; 3 — кровяное русло; 4 — кислый желудочный сок.

рическую область желудка, то определенные клетки слизистой выделяют гормон *гастрин* (рис. 305), который всасывается через стенку желудка в кровь; в конце концов он попадает в желудочные железы и стимулирует их секрецию. Гастрин представляет собой пептид, состоящий примерно из 30 аминокислот; в 1966 году его выделили в чистом виде и определили последовательность аминокислот в его молекуле. Существование этого гормона и его действие были окончательно доказаны в опытах с перекрестным кровообращением, в которых кровеносную систему одной собаки соединяли при помощи трубок с кровеносной системой другой. Когда в пилорическую область желудка одной из них вводили пищу, желудочные железы другой начинали секретировать. Поскольку между двумя животными не было никаких нервных связей, секреция желудочного сока у второй собаки, очевидно, вызывалась каким-

то веществом, переносимым кровью, т. е. гормоном гастрином.

Когда в двенадцатиперстную кишку поступает жирная пища, слизистая кишечника реагирует на нее секрецией другого гормона — *энтерогастроина*, который, попадая в стенку желудка, подавляет секреторную активность желудочных желез и моторику желудка. Несколько механизмов, как нервных, так и гормональных, регулируют количество выделяемого желудком сока в соответствии с количеством и характером пищи: пища, богатая белком, стимулирует обильное сокоотделение, а жирная пища вызывает лишь незначительную секрецию желудочного сока.

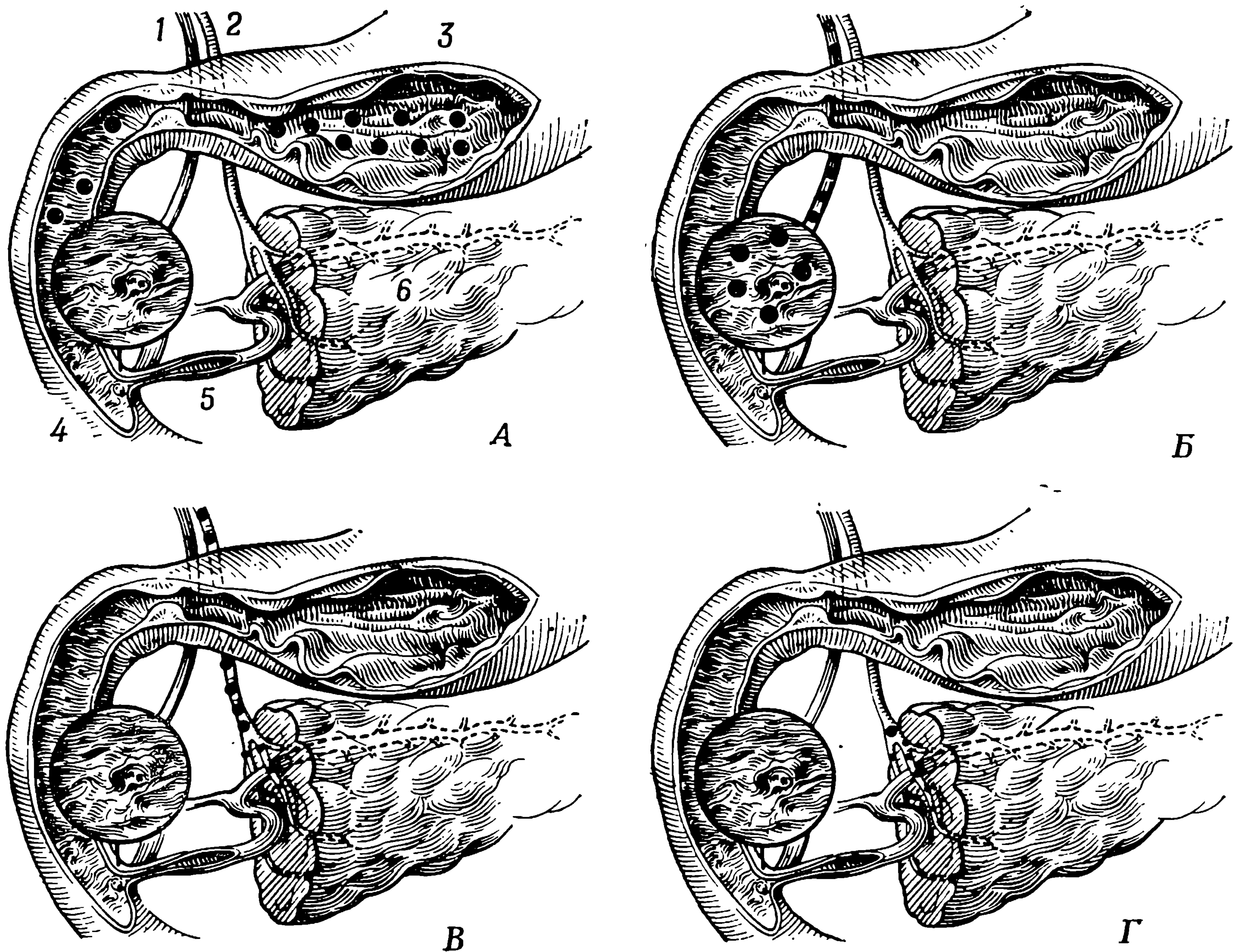
Секрецию сока поджелудочной железы стимулирует гормон *секретин*, выделяемый слизистой верхнего отдела тонкой кишки (рис. 306). Когда кислое содержимое желудка переходит в кишечник, поджелудочная железа начинает выделять свой сок даже в том случае, если идущие к ней нервы перерезаны. Выделение секрета можно вызвать экспериментально, вводя в просвет тонкой кишки разведенную кислоту. В нормальных условиях он выделяется под действием кислого химуса (полупереваренной пищи), поступающего в тонкую кишку из желудка. Кровь разносит секретин по всему телу, и поджелудочная железа реагирует на него секрецией своих ферментов, а печень — усиленной выработкой желчи. Раздражение нервов поджелудочной железы почти не вызывает ее секреции, а перерезка их не тормозит или почти не тормозит выделение сока; следовательно, секреция почти всецело регулируется секретинном. При переходе кислого содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку ее слизистая выделяет еще один гормон — *холецистокинин*, вызывающий сокращение желчного пузыря и поступление находящейся в нем желчи в кишечник.

223. ПЕЧЕНЬ И ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Эти два железистых органа развиваются как выросты тонкой кишки. *Печень* — один из самых крупных органов нашего тела — непрерывно вырабатывает *желчь*, которая по системе протоков поступает в *желчный пузырь*. Желчь не переходит сразу же в кишечник, так как сфинктер (кольцевая мышца) у места впадения желчного протока в кишку остается в сокращенном состоянии до тех пор, пока в кишку не поступит пища. Тогда под действием холецистокинина сфинктер расслабляется, а стенка желчного пузыря, сокращаясь, выдавливает желчь в кишечник. В пузыре желчь постепенно кон-

Рис. 306. Выделение поджелудочного сока, регулируемое гормоном секретинном.

А. Железы стенки желудка выделяют соляную кислоту (изображена черными кружками), которая проходит через привратник в двенадцатиперстную кишку. Б. Часть соляной кислоты диффундирует в стенку двенадцатиперстной кишки и заставляет находящиеся там клетки выделять гормон секретин (изображен черными кружками), который переходит в соседние капилляры. В. Секретин распространяется с кровью по всему телу, и часть его попадает через соответствующую артерию в поджелудочную железу. Г. Секретин стимулирует поджелудочную железу, побуждая ее выделять панкреатический сок; проток железы выводит этот сок в тонкую кишку, и его ферменты играют важную роль в пищеварении. 1 — вена; 2 — артерия; 3 — желудок; 4 — тонкая кишка; 5 — выводной проток; 6 — поджелудочная железа.



центрируется в результате удаления из нее воды и солей (рис. 307).

Хотя в желчи и нет пищеварительных ферментов, но благодаря своей щелочной реакции она способствует пищеварению, нейтрализуя кислый химус, поступающий из желудка. Ферменты, выделяемые поджелудочной и кишечными железами, наиболее активны при нейтральной или слегка щелочной реакции. Кроме того, содержащиеся в желчи *соли желчных кислот*, эмульгируя жиры кишечного химуса, увеличивают общую поверхность жировых капелек и помогают таким образом действию липазы. При закупорке желчного протока, когда соли желчных кислот не поступают в кишечник, переваривание и всасывание жиров нарушается и значительная часть съеденного жира выделяется с экскрементами. Соли желчных кислот тщательно сохраняются организмом; они всасываются в нижних отделах кишечника и переносятся кровью обратно в печень, чтобы снова поступить в желчь. Другой компонент желчи, *холестерин*, очень плохо растворяется в воде; в результате удаления воды концентрация его в желчном пузыре может достигнуть точки осаждения, и тогда из него образуются небольшие твердые шарики, называемые *желчными камнями*. Камни могут закупорить желчный

проток и приостановить выделение желчи в кишечник.

Цвет желчи определяется ее пигментами — зеленым, желтым, оранжевым или красным — и зависит от того, какой из них преобладает у данного вида животных. *Желчные пигменты* образуются в печени в результате расщепления гемоглобина и подлежат удалению из организма. Под действием кишечных бактерий они претерпевают химические изменения и становятся коричневыми, что обуславливает темный цвет кала. При нарушении оттока желчи, например при закупорке выводного протока камнем, желчные пигменты всасываются печенью или стенками желчного пузыря и накапливаются в крови и тканях, придавая коже желтоватый оттенок; такое состояние называется *желтухой*; из-за отсутствия желчных пигментов в содержимом кишечника кал при этом приобретает глинистый цвет.

Важную роль в пищеварении играет *поджелудочная железа*, которая выделяет большие количества ферментов, гидролизующих углеводы, белки и жиры; эти ферменты поступают в кишечник через выводной проток железы. Панкреатический (поджелудочный) сок представляет собой прозрачную водянистую жидкость с рН около 8,5; он тоже служит важным

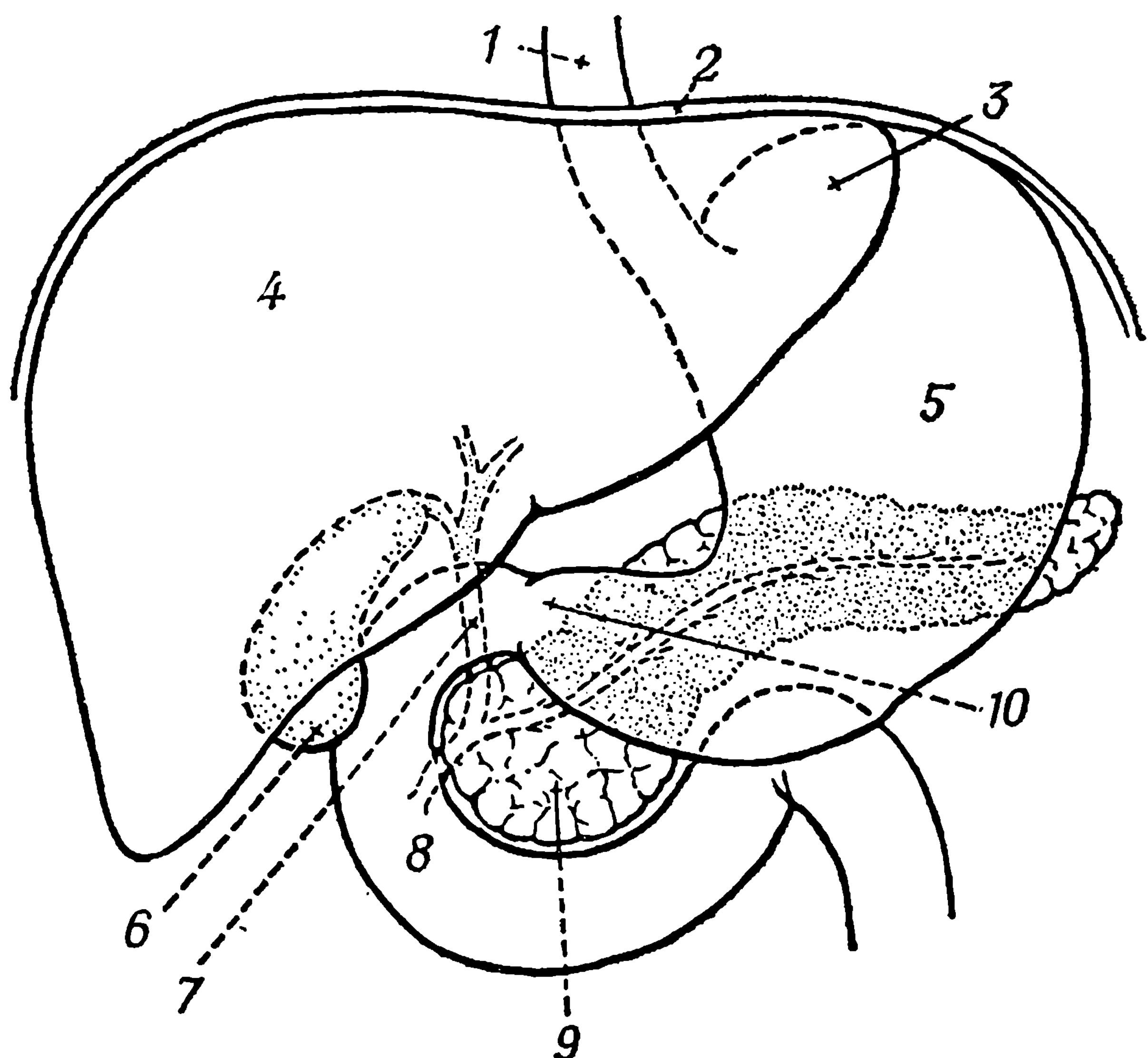


Рис. 307. Взаиморасположение желудка, печени, поджелудочной железы и двенадцатиперстной кишки.

1 — пищевод; 2 — диафрагма; 3 — кардальный отдел желудка; 4 — печень; 5 — тело желудка; 6 — желчный пузырь; 7 — желчный проток; 8 — двенадцатиперстная кишка; 9 — поджелудочная железа; 10 — область привратника.

фактором, нейтрализующим кислый химус. У человека за сутки выделяется в среднем от 1 до 1,5 л панкреатического сока.

В поджелудочной железе имеются участки эндокринной ткани — так называемые *островки Лангерганса*, выделяющие в кровь гормоны *инсулин* и *глюкагон*. Эти два вида секреции — выделение ферментов в проток железы и выделение гормонов в кровь — совершенно обособлены и не имеют отношения друг к другу. У человека и у большинства позвоночных животных эти две секреторные ткани объединены в одном органе, но у некоторых рыб они пространственно разделены и образуют две различные железы.

224. ВСАСЫВАНИЕ ПИЩИ

Продукты пищеварения — составные части крупных молекул белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот и липидов, расщепленных пищеварительными ферментами, — всасываются через эпителий кишечного тракта. Это происходит главным образом в тонком кишечнике. У человека и других позвоночных слизистая кишечника образует множество складок, что увеличивает всасывающую поверхность. Кроме того, вся слизистая покрыта бесчисленными мелкими пальцевидными выростами — *кишечными ворсинками*, каждая из которых содержит сеть кровеносных капилляров и один

лимфатический капилляр, проходящий в середине (рис. 308); в эти капилляры и поступают питательные вещества. Наконец, третьим приспособлением, увеличивающим активную поверхность, служат *микроворсинки* — цилиндрические выросты цитоплазмы, образующие подобие густой щетки на поверхности каждой из клеток кишечного эпителия (рис. 309). Складки слизистой, ворсинки и микроворсинки создают огромную поверхность для всасывания пищи. У некоторых позвоночных от кишки отходит один (*слепая кишка*) или несколько боковых отростков, которые также увеличивают общую площадь слизистой. У акул дополнительную поверхность образует эпителиальная складка, отходящая от кишечной стенки и завернутая наподобие штопора (так называемый *спиральный клапан*); пища, проходя по кишке, движется по спирали и таким образом соприкасается с большей поверхностью слизистой.

Всасывание — сложный процесс, в котором участвуют простая физическая диффузия, об-

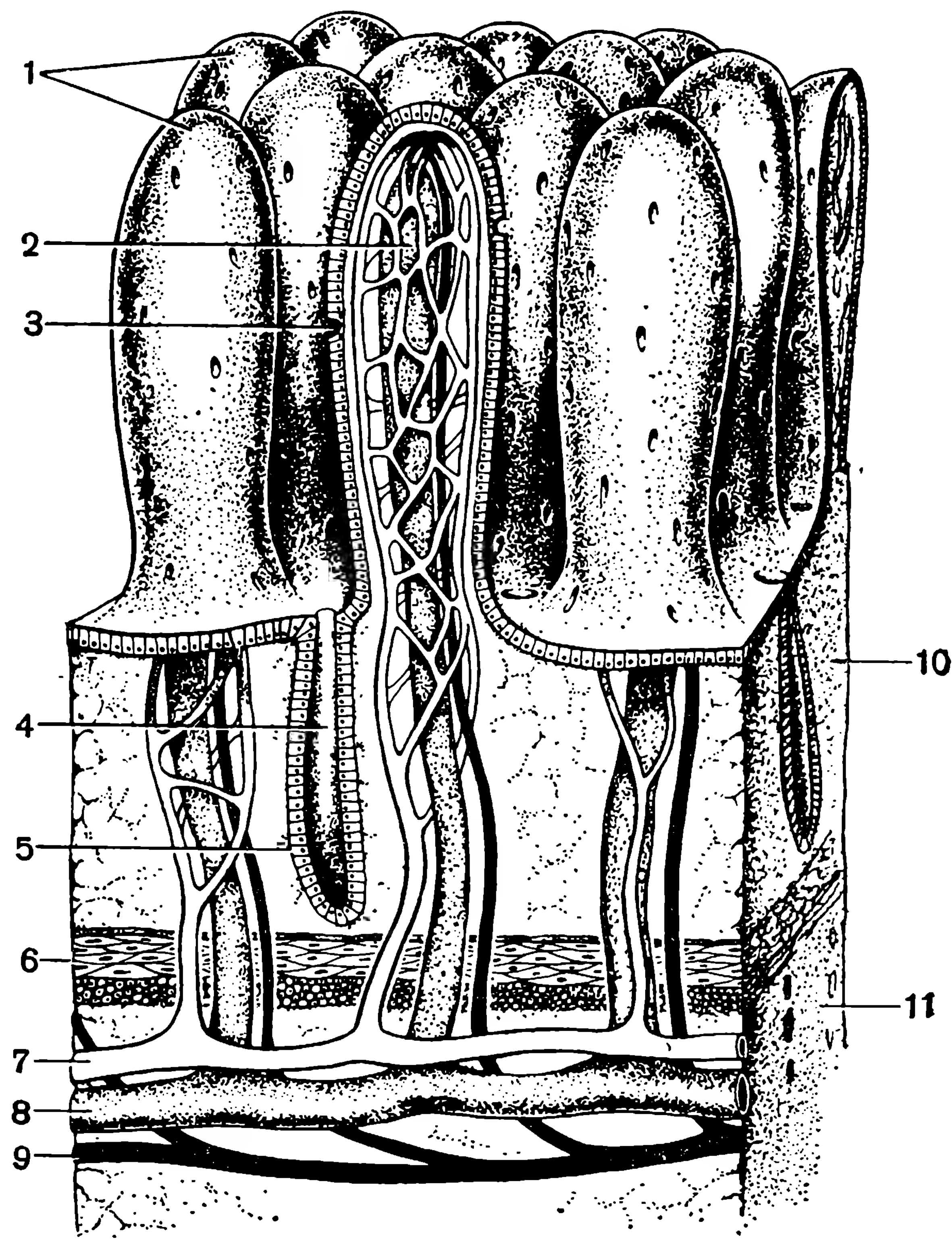


Рис. 308. Схема строения кишечных ворсинок, показывающая снабжение их кровью и лимфой.

1 — ворсинка; 2 — «млечный» сосуд; 3 — бокаловидная клетка; 4 — либеркюнова железа; 5 — железистые клетки Панета; 6 — мышечный слой слизистой; 7 — вена; 8 — лимфатический сосуд; 9 — артерия; 10 — слизистая; 11 — подслизистая.

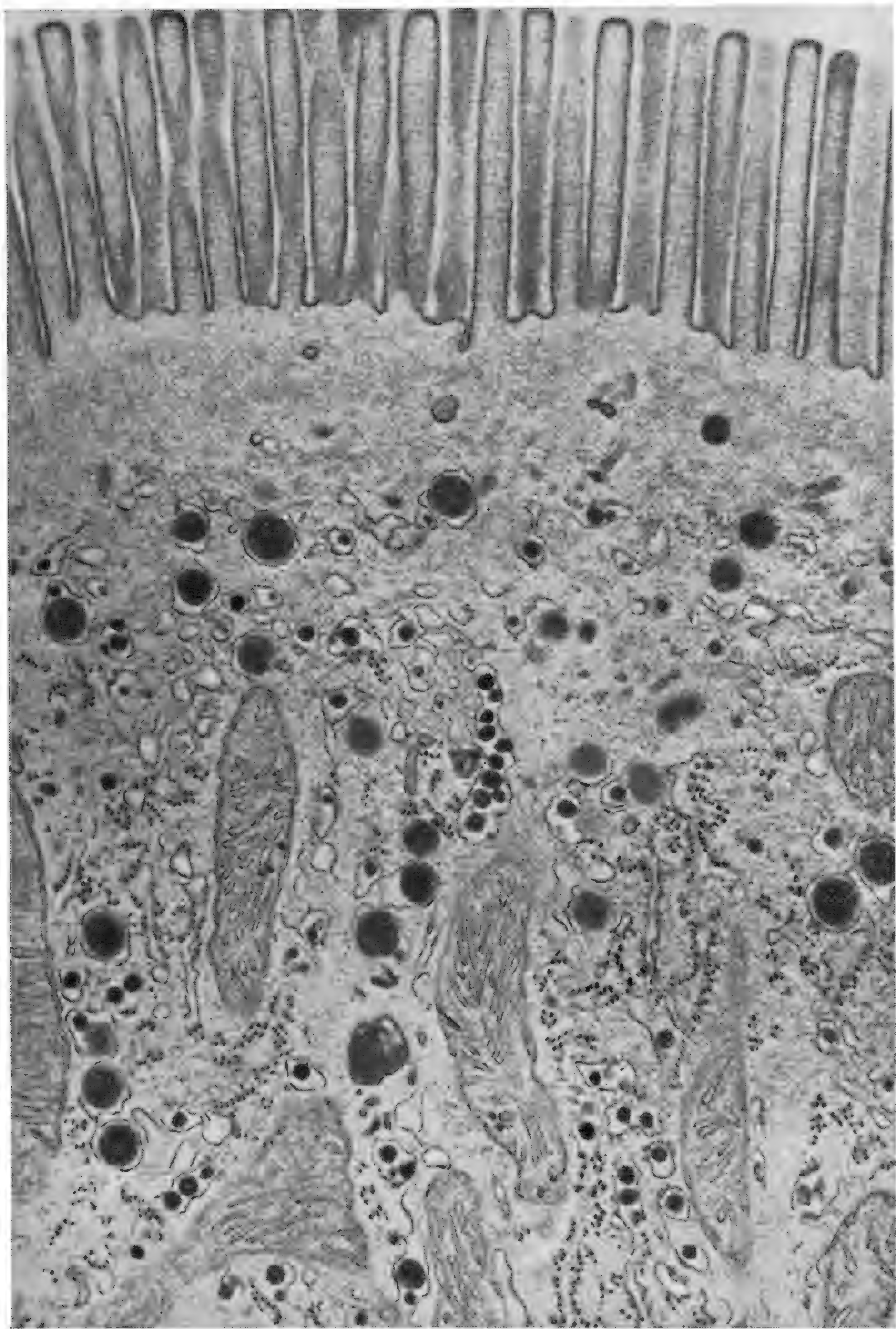


Рис. 309. Электронная микрофотография клетки кишечного эпителия; вверху видны микроворсинки.

легченная диффузия и активный перенос. Гексозы всасываются в результате активного переноса — процесса, требующего затраты энергии на перемещение молекул против градиента концентрации. Скорость всасывания различных гексоз — глюкозы, фруктозы и галактозы — совершенно различна; галактоза поглощается быстрее, чем глюкоза, а глюкоза — быстрее, чем фруктоза. Гексозы проходят через кишечный эпителий в результате процесса, который протекает лишь в одном направлении и не сопровождается фосфорилированием или каким-либо другим химическим изменением самой молекулы сахара.

Аминокислоты также всасываются в кровеносные капилляры путем активного переноса и ненадолго запасаются в печени, откуда вскоре распределяются между остальными частями тела.

Продукты полного или частичного гидролиза жиров всасываются иным способом и поступают в ткани иным путем. В облегчении всасывания жирных кислот, моноглицеридов и диглицеридов, а также других растворяющихся в липидах веществ, например жирорастворимых витаминов, важную роль играют соли желчных кислот. Чтобы жир мог всосаться, он не обязательно должен быть расщеплен до глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты с короткой цепью всасываются в кровеносные капилляры, но если цепь более длинная, то они поступают в лимфатические капилляры. По мере того как продукты гидролиза липидов проходят через эпителиальные клетки слизистой, из них ресинтезируются молекулы жира; затем из этих молекул образуются *хиломикроны* — мельчайшие жировые капельки, покрытые тонкой белковой оболочкой, которые и поступают в лимфу. Во время всасывания жирной пищи эта жировая эмульсия придает лимфатическим сосудам кишечника молочный цвет. Ресинтез жира происходит в клетках слизистой; при этом свободные жирные кислоты образуют с коферментом А комплексы, которые могут затем реагировать с моноглицеридами и диглицеридами с образованием триглицеридов.

Содержимое лимфатических сосудов кишечника попадает в конце концов в большой грудной проток, а из него — в подключичную вену. Хиломикроны поступают в кровь, которая после приема жирной пищи также может приобрести мутный, «молочный» вид. Холестерин всасывается кишечным эпителием, а затем подвергается этерификации в клетках слизистой и переходит в лимфатические капилляры.

Вода начинает всасываться из кишечного содержимого уже в тонком кишечнике, но большая часть ее всасывается в *толстой кишке*. Слизистая толстой кишки поглощает воду и переводит непереваренные остатки в полутвердое состояние, подготавливая их к дефекации. Кал содержит огромное количество бактерий, составляющее до половины всей его массы. Кишечные бактерии синтезируют разнообразные витамины и другие питательные вещества, которые всасываются и используются организмом. В бактериях содержатся также ферменты, расщепляющие целлюлозные стенки растительных клеток, и они играют важную роль в процессах пищеварения у травоядных животных, например у коров или кроликов.

225. ОБМЕН ВЕЩЕСТВ; ОСНОВНОЙ ОБМЕН

Поступив в организм, молекулы пищевых веществ участвуют в множестве разнообразных химических реакций; эти реакции, а также все остальные химические проявления жизнедеятельности носят общее название *обмена веществ*, или *метаболизма*. Процессы обмена составляют одну из основных особенностей живых организмов. Пищевые вещества либо используются в качестве сырья для синтеза новых макромолекул, либо окисляются, доставляя организму энергию. Часть этой энергии необходима для непрерывного построения новых тканевых компонентов; другая часть расходуется в процессе функционирования клеток — при сокращении мышц, передаче нервных импульсов, секреции клеточных продуктов, поглощении различных материалов путем активного переноса или пиноцитоза; оставшаяся энергия освобождается в виде тепла.

Можно изучать всю совокупность химических реакций, протекающих в каком-то одном органе — речь может идти, например, о «метаболизме печени» и т. п. Можно также исследовать все реакции, которым подвергается определенный вид молекул или ионов; в этом случае говорят об «углеводном обмене», «обмене железа» и т. п. Углеводный обмен, например, включает все химические превращения, которым подвергаются крахмалы и сахара тотчас же после поступления их в организм и позже, когда, переварившись и всосавшись, эти вещества сохраняются в теле, превращаются в другие соединения или окисляются для получения энергии и, наконец, выделяются организмом в виде двуокиси углерода и воды.

Человек в отличие от многих других животных может приспосабливаться к весьма различным пищевым рационам. Наш организм

способен функционировать при потреблении пищи, состоящей главным образом из белка и лишь небольших количеств жиров и углеводов, при рационе, состоящем преимущественно из углеводов с небольшим количеством белков и жиров, и даже при потреблении главным образом жиров с небольшими добавками других веществ. Клетки могут использовать энергию любого из этих трех видов «топлива». Полное окисление 1 г углеводов или белка в организме дает около 4 ккал, а окисление жира — около 9 ккал. Сбитые сливки, коровье масло и другие продукты с высоким содержанием жира доставляют больше калорий на единицу массы и поэтому в большей мере способствуют отложению жира, чем, например, фрукты, хлеб или мясо.

Суточный расход энергии у разных людей весьма различен — он зависит от их деятельности, возраста, пола, веса, телосложения и функции эндокринных желез. Интенсивность обмена измеряют при стандартизованных условиях, когда человек лежит в полном покое спустя по меньшей мере 12 ч после приема пищи. При этих условиях энергия расходуется на работу сердца, дыхательные движения, проведение множества нервных импульсов, поддержание температуры тела и стабилизацию состава жидкостей организма. Количество энергии, расходуемой только на поддержание жизни, когда не происходит никаких процессов пищеварения и не производится никакой мышечной работы, называется *уровнем основного обмена*. У молодых мужчин основной обмен составляет около 1600 ккал в сутки; у женщин он примерно на 5% ниже. Иначе говоря, если бы молодой взрослый мужчина в течение суток оставался в постели, не принимая пищи и не двигаясь, то он расходовал бы около 1600 ккал на поддержание жизни. Так как при более высоких температурах химические реакции протекают быстрее, основной обмен повышается примерно на 5% при каждом повышении температуры тела на 1° С. Это одна из причин потери веса при заболеваниях, сопровождающихся высокой температурой (другая причина состоит в том, что при плохом самочувствии обычно уменьшается аппетит).

Если человек в течение суток остается в постели и получает пищу, он расходует около 1800 ккал; дополнительная затрата 200 ккал необходима для сокращения мускулатуры пищеварительного тракта и для синтеза и секреции пищеварительных соков. Человек, ведущий малоподвижный образ жизни, использует около 2500 ккал в сутки, а при тяжелой физической работе ежедневный расход энергии мо-

жет достигать 6000 ккал и более. У большинства взрослых людей достигается равновесие между потреблением и расходом калорий, и масса тела остается у них удивительно постоянной на протяжении ряда лет.

В пищевом рационе большинства людей главными источниками энергии служат сахара и крахмалы; однако их нельзя считать незаменимыми для организма: энергию с тем же успехом может доставлять смесь белков и жиров. Углеводная пища — обычно самая дешевая пища, чем отчасти и определяется высокое содержание углеводов в рационе.

Наиболее концентрированными пищевыми продуктами являются жиры и масла: они не только более чем вдвое превосходят белки и углеводы по калорийности (на единицу массы), но и содержат меньше воды, чем другие продукты. У человека и других позвоночных организм способен синтезировать большинство жирных кислот, за исключением «полиненасыщенных» кислот, содержащих две или большее число двойных связей; эти жирные кислоты называются *незаменимыми*, так как их необходимо получать с пищей.

Белковые продукты — наиболее дорогие, и поэтому количество белка в рационе отчасти зависит от экономических факторов. Так как все белковые компоненты организма непрерывно разрушаются и замещаются новыми, пищевой рацион всегда должен содержать определенный минимум белка; это необходимо даже взрослым людям, у которых рост закончился. У растущих детей, беременных женщин и у людей, поправляющихся после тяжелых болезней, потребность организма в белке повышена. Белки сильно различаются между собой по числу и видам содержащихся в них аминокислот. Когда клетка синтезирует какой-то определенный белок, в ее распоряжении должны быть все аминокислоты, входящие в его состав. Если не хватает хотя бы одной из них, данный белок не может быть построен. Животные клетки способны сами синтезировать некоторые аминокислоты из других веществ, но ряд аминокислот эти клетки синтезировать не способны, и организм должен получать их с пищей. Это так называемые «незаменимые» аминокислоты. Они необходимы для синтеза белков не в большей мере, чем все остальные аминокислоты, но, поскольку они не могут образовываться в организме, они являются незаменимыми компонентами *пищи*. Белки, в которых все эти аминокислоты содержатся в достаточном количестве, называют «полноценными» белками. Молоко, мясо и яйца содержат биологически полноценные белки, тогда как в главном белке зерен

кукурузы, *зеин*, недостает двух незаменимых аминокислот. Животное, получающее кукурузу в качестве единственного источника белка, будет терять в весе и в конце концов погибнет, если не добавлять в его рацион триптофана и лизина — двух аминокислот, которых нет в *зеине*. Большинство людей потребляют смесь разнообразных белков и таким образом получают все незаменимые аминокислоты в нужном количестве. Взрослый человек может оставаться здоровым, даже если он потребляет всего лишь 25 г белка в сутки, но желательно, чтобы он получал от 70 до 100 г.

После приема пищи, богатой белками, интенсивность обмена на короткое время повышается, иногда на 30% по сравнению с уровнем основного обмена. Это явление называют *специфическим динамическим действием белков*; по-видимому, оно связано с дополнительной затратой энергии на превращение части аминокислот в углеводы и жиры. Оно не отражает затраты энергии на переваривание и всасывание белка, так как наблюдается и при внутривенном введении раствора аминокислот больным.

226. ОБМЕН УГЛЕВОДОВ, ЖИРОВ И БЕЛКОВ

Аминокислоты и моносахариды после всасывания из кишечника направляются в печень через *воротную вену* печени. Возможно, что печень первоначально играла важную роль только в пищеварении, но в процессе эволюции она приняла на себя много других функций и является теперь «универсальной химической лабораторией». Она защищает организм, обезвреживая некоторые ядовитые вещества; в ней происходит хранение и взаимопревращение углеводов, жиров и белков; она играет важную роль в обмене гемоглобина; в ней накапливаются определенные витамины, образуются вещества, необходимые для свертывания крови, и, наконец, она превращает некоторые из вредных продуктов метаболизма других клеток тела в менее вредные, более растворимые вещества, которые могут быть выделены почками.

Углеводный обмен. В результате расщепления различных полисахаридов и дисахаридов образуются три моносахарида — глюкоза, фруктоза и галактоза, которые всасываются в пищеварительном тракте. Они поступают в печень, где фруктоза и галактоза превращаются в глюкозу, накапливающуюся в виде *гликогена*. Метаболические пути этих взаимопревращений в общих чертах представлены на рис. 310. Гликоген — это полисахарид с сильно разветвленной цепью и высокой молекулярной массой, построенный из остатков глюкозы, кото-

рые химически соединены между собой α -гликозидными связями.

Роль печени в запасании углеводов установил около ста лет назад французский физиолог Клод Бернар. Он определил содержание глюкозы в крови, поступающей в печень и выходящей из нее тотчас после приема пищи, и нашел, что концентрация сахара в притекающей крови гораздо выше, чем в оттекающей. Анализ печени показал, что одновременно с этим в ней появляется новый гликоген. Позже печень снова превращает гликоген в глюкозу, и тогда концентрация глюкозы в оттекающей крови становится выше, чем в крови, притекающей к печени. Таким образом, Клод Бернар установил, что печень поддерживает концентрацию глюкозы в крови на более или менее постоянном уровне в любое время суток.

Печень может содержать достаточный запас гликогена для снабжения крови глюкозой в течение 12—24 ч; после этого печень для поддержания нормального уровня глюкозы в крови должна превращать в глюкозу другие вещества, главным образом аминокислоты. При достаточном поступлении в организм белков печень способна превращать в глюкозу до 60% аминокислот пищи.

Глюкоза служит основным источником энергии для всех клеток, и ее содержание в крови не должно падать ниже некоторого минимального уровня, составляющего около 60 мг на 100 мл крови. При падении содержания глюкозы ниже этого уровня первым начинает страдать головной мозг. Клетки мозга в отличие от большинства других клеток организма не способны запасать сколько-нибудь существенные количества глюкозы в форме гликогена и не могут использовать в качестве источников энергии жиры и аминокислоты. Когда уровень глюкозы в крови низок и мозг не получает достаточного количества «топлива», возникают симптомы, сходные с теми, которые наблюдаются при недостатке кислорода: затемнение сознания, судороги, потеря сознания, после чего может наступить смерть. Всякий раз, когда клетки головного мозга (или любые другие клетки) оказываются лишенными глюкозы или кислорода, они не могут осуществлять процессы обмена, доставляющие энергию для нормального функционирования этих клеток. Остальные ткани обычно тоже получают для этой цели глюкозу из крови, но они способны в случае надобности использовать и другие вещества.

Мышечные клетки, подобно клеткам печени, также могут превращать глюкозу в резервный гликоген, но гликоген мышц служит только

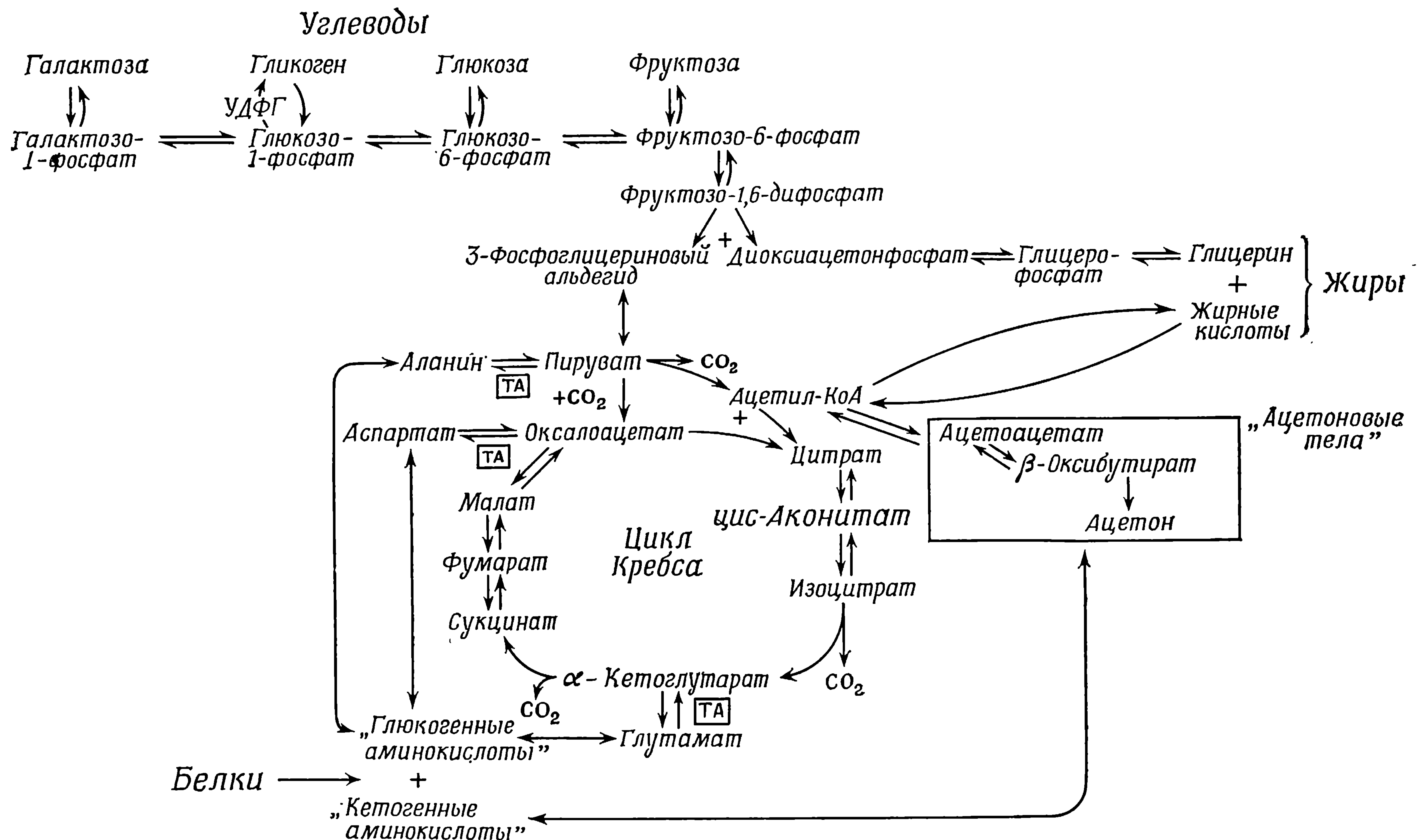


Рис. 310. Схема путей взаимопревращения углеродных цепей углеводов, жиров и белков.

ТА — реакции трансаминирования, в результате которых аминокислоты превращаются в кетокислоты; УДФГ — уридиндифосфатглюкоза.

местным запасом «топлива»: он расходуется для мышечной работы и не может быть использован для регулирования уровня глюкозы в крови. В печени содержится фермент *глюкозо-6-фосфатаза*, превращающий глюкозо-6-фосфат в свободную глюкозу, поступающую в кровяное русло (рис. 311).

Глюкоза не только накапливается в виде гликогена или окисляется для получения энергии, но и может быть превращена в резервный жир. Когда поступление глюкозы превышает непосредственную потребность в этом веществе, печень превращает глюкозу в жир, который может быть использован как источник энергии когда-нибудь в будущем. Давно известно, что потребление больших количеств крахмала или сахаров способствует отложению жира; например, скармливая крупному рогатому скоту и свиньям крахмал в виде кукурузы и пшеницы, человек получает жиры — сливочное масло и сало. Но лишь недавно благодаря использованию радиоактивных и стабильных изотопов было показано, что определенный углеродный атом, введенный в организм в составе

углевода, оказывается в составе *адипозной* (жировой) *ткани* или печени. Пути превращения углеводов в жиры в общих чертах показаны на рис. 310. Как глицерин, так и жирные кислоты, входящие в состав молекулы липида, могут синтезироваться из углеродной цепи глюкозы.

Функция печени в углеводном обмене регулируется сложным взаимодействием четырех гормонов — *инсулина*, *адреналина*, *кортизола* и *гормона роста*, вырабатываемых соответственно поджелудочной железой, мозговым веществом надпочечников, корой надпочечников и гипофизом.

Липидный (жировой) обмен. У каждого вида животных или растений откладывающийся в организме жир содержит жирные кислоты в определенных количественных соотношениях. Когда мы едим говяжье сало или оливковое масло, оно должно превратиться в жир того типа, который свойствен человеку. Это осуществляет печень, которая, кроме того, переводит всосавшийся жир в форму, пригодную для накопления в жировой ткани. Жир, содержащийся в этой ткани, не только может быть использован

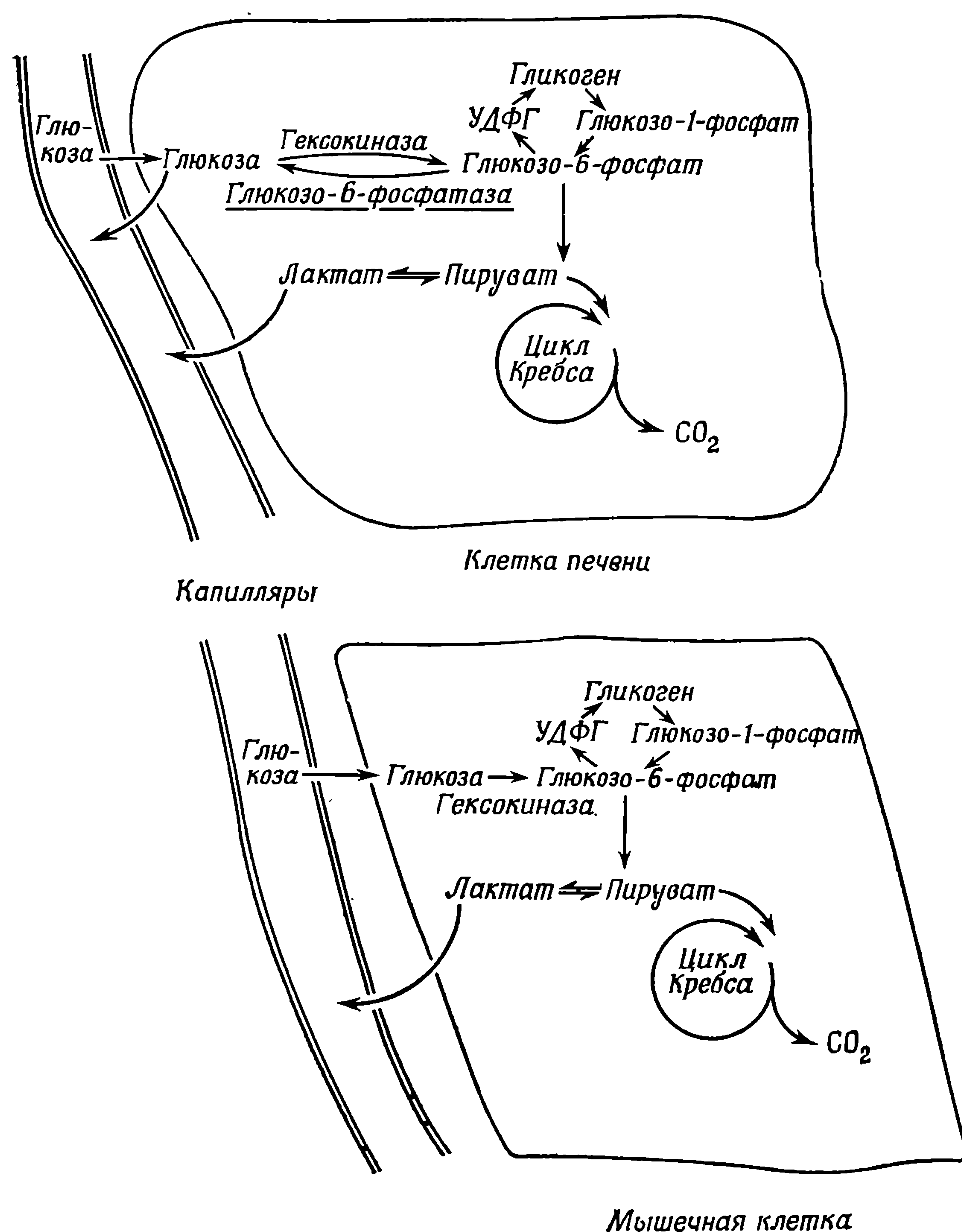


Рис. 311. Сравнение обмена глюкозы в клетке печени и в клетке скелетной мышцы.

В отличие от мышечных клеток клетки печени содержат фермент глюкозо-6-фосфатазу, позволяющий им выделять глюкозу в кровь. УДФГ — уридиндифосфатглюкоза.

в случае надобности для получения энергии, но и служит мягкой подстилкой для некоторых внутренних органов, а также образует подкожный изолирующий слой, препятствующий слишком быстрой потере тепла. Роль жировой ткани в теплоизоляции тела особенно очевидна у таких водных животных, как киты, у которых под кожей имеется толстый слой *ворвани*, состоящий из клеток, переполненных жиром.

Окисление жирных кислот протекает нормально только при наличии щавелевоуксусной кислоты (образующейся главным образом при обмене углеводов), которая вступает в реакцию конденсации с ацетилкоферментом А — продуктом обмена жирных кислот (рис. 73 и 310). У больных диабетом, у которых углеводный обмен нарушен, обмен жиров также протекает ненормально, вследствие чего некоторые вредные промежуточные продукты расщепления жиров (так называемые *кетонные тела*) накапливаются в крови. Кроме того, в печени

откладывается большое количество жиров — симптом, наблюдающийся и при ряде других нарушений функции этого органа.

Липиды, так же как и белки, служат структурными компонентами протоплазмы, в частности ядерной и плазматической мембран.

Жировой обмен регулируется отчасти гормонами гипофиза и надпочечников, отчасти же половыми гормонами, но детали этой регуляции неясны. Всякое тяжелое расстройство функции печени ведет к полному исчезновению жира из обычных жировых депо организма; это указывает на то, что жир должен подвергнуться какому-то воздействию со стороны печени, прежде чем организм сможет использовать его для создания резерва или для непосредственного получения энергии.

Белковый обмен. Аминокислоты, переносимые кровью воротной вены, могут переходить в печень, где они либо немедленно используются, либо задерживаются в качестве резерва;

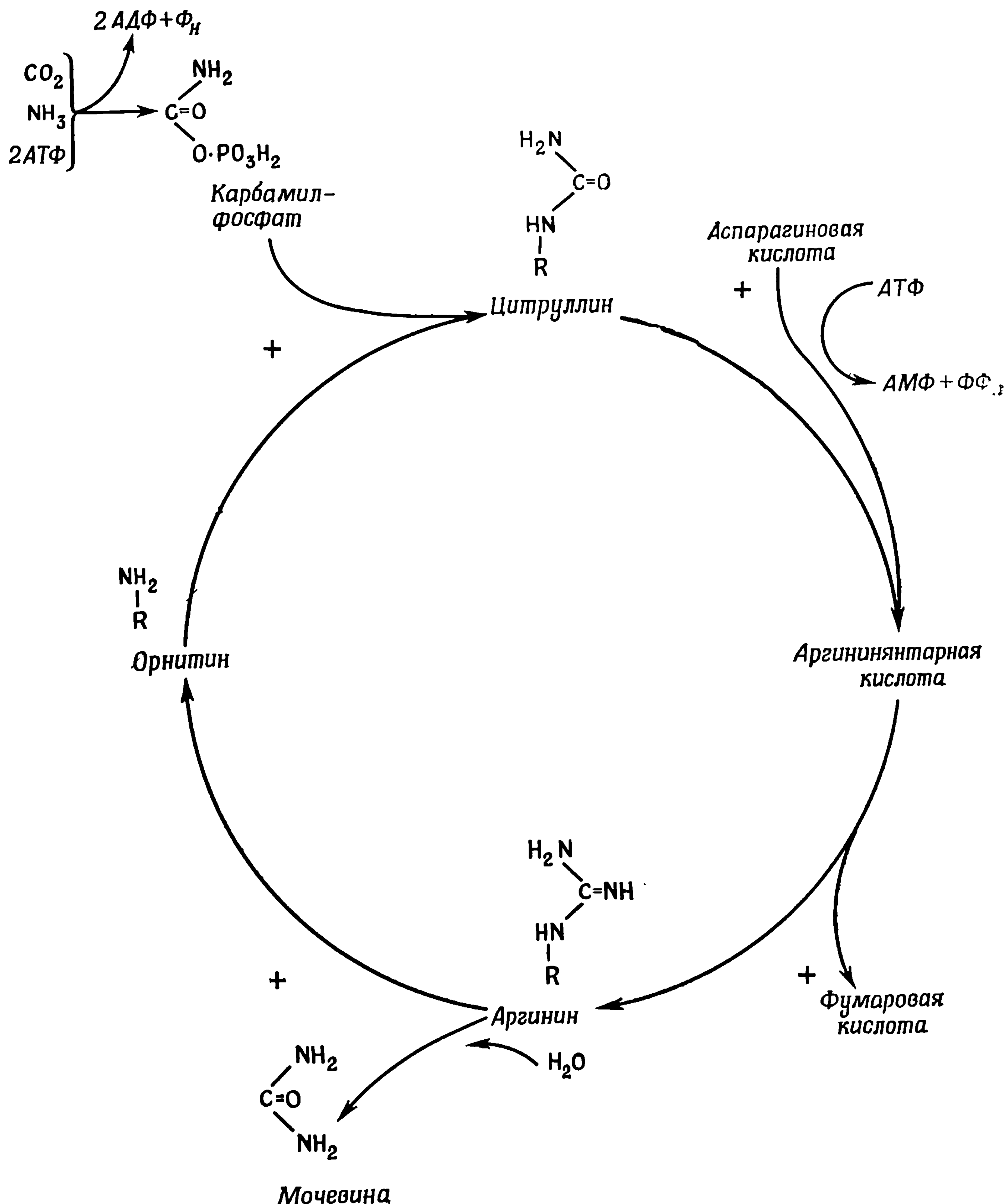


Рис. 312. Цикл мочевины — последовательность ферментативных реакций, в результате которых из углекислоты и аммиака образуется молекула мочевины.

В этом цикле используются аминокислоты орнитин, цитруллин и аргинин. Однако ни аммиак, ни двуокись углерода не реагируют с этими аминокислотами непосредственно. Сначала путем сложной реакции с участием двух молекул АТФ из аммиака и углекислоты синтезируется карбамилфосфат. Он конденсируется с концевой аминогруппой орнитина, в результате чего образуется цитруллин. Последний в свою очередь реагирует с аспарагиновой кислотой, и в качестве промежуточного продукта образуется аргининянтарная кислота; для этой реакции необходима еще одна молекула АТФ. Аргининянтарная кислота расщепляется на аргинин и фумаровую кислоту; таким образом аминокислота аспарагиновой кислоты переносится на аргинин. Затем аргинин расщепляется ферментом аргиназой на мочевины и орнитин, который может быть использован в следующем цикле. Энергию для этого цикла реакций и синтеза мочевины доставляют две макроэргические фосфатные связи, используемые при синтезе карбамилфосфата, и молекула АТФ, расщепляемая до АМФ (аденозинмонофосфата) и PP_H (неорганического пирофосфата) при синтезе аргининянтарной кислоты.

часть аминокислот остается в крови и попадает в другие клетки тела, где они включаются в состав новых белков. Эксперименты с аминокислотами, меченными изотопом ^{15}N (тяжелым азотом), показали, что белки тела непрерывно и быстро расщепляются и синтезируются заново.

Если пища содержит больше аминокислот, чем это необходимо для синтеза клеточных белков, ферменты печени отщепляют от них аминокислоты, т. е. производят так называемое **дезаминирование**. Другие ферменты, соединяя отщепленные аминокислоты с двуокисью углерода, образуют из них **мочевину** (рис. 312) — вещество, представляющее собой отход мета-

болизма; мочевина переносится с кровью в почки и выделяется с мочой.

В результате дезаминирования аминокислот получаются простые органические кислоты. Углеродные цепи некоторых аминокислот, называемых «глюкогенными», могут превращаться в глюкозу или гликоген (рис. 310); углеродные цепи других аминокислот — «кетогенных» — дают кетоновые тела. Белки как таковые не откладываются или почти не откладываются в организме про запас; белки, которые организм расходует после истощения запаса углеводов и жиров, — это не резервные белки, а ферменты и структурные белки самих клеток.

Гормональная регуляция белкового обмена еще менее изучена, чем гормональная регуляция обмена липидов. Поскольку рост состоит по существу в отложении нового белка в протоплазме, какую-то роль в этой регуляции играет гипофизарный *гормон роста*, но механизм его действия неизвестен. В регуляции белкового обмена участвуют также инсулин, половые гормоны и кортизол, выделяемые корой надпочечников.

227. МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА И ВИТАМИНЫ

Чтобы расти и оставаться здоровыми, животным, кроме белков, жиров и углеводов, необходимы еще вода, минеральные вещества и витамины. Непрерывное выведение из организма минеральных веществ с мочой, потом и экскрементами должно компенсироваться соответствующим потреблением их с пищей. Большинство видов пищи содержит их в достаточных количествах, и заболевания, вызванные нехваткой минеральных веществ, сравнительно редки. В одном районе Австралии гибли целые стада овец, и в конце концов выяснилось, что это было связано с недостатком в местной почве *кобальта*. В травах, растущих на этой почве, конечно, тоже содержалось слишком мало кобальта, хотя для нормального метаболизма этот элемент требуется в ничтожных количествах; такие элементы называют *микроэлементами*. Известны также заболевания человека, вызываемые недостатком железа, меди, кальция, фосфора и иода.

Внеклеточные жидкости человека и других позвоночных содержат около 0,9% солей, главным образом хлористого натрия. Ионы натрия и хлора играют важную роль в поддержании осмотического баланса организма и кислотно-щелочного равновесия в жидкостях тела; они служат также важными составными частями секретов пищеварительного тракта — соляной кислоты, выделяемой желудком, и слегка щелочных панкреатического и кишечного соков. Соли этих секретов всасываются вновь и используются организмом повторно; хотя за сутки пищеварительные железы выделяют большие количества солей, эти соли всасываются почти полностью, так что потери их ничтожны.

Кальций и фосфор — главные компоненты костей и зубов; в детском возрасте недостаток любого из этих элементов (или витамина D, необходимого для их всасывания и обмена) приводит к развитию *рахита*. Фосфор играет важную роль в обмене веществ, будучи одним из составных элементов нуклеотидов и нуклеиновых кислот. Кроме того, сахара и жирные

кислоты не могут быть использованы клетками в качестве источников энергии, если они не будут сначала фосфорилированы. Иод входит в состав гормона *тироксина*, синтезируемого в щитовидной железе. *Железо* содержится в красном пигменте крови — гемоглобине — и в дыхательных ферментах *цитохромах*, участвующих в переносе электронов; оно используется в организме многократно, и при отсутствии потерь крови количество железа, которое нужно ежедневно получать с пищей, ничтожно. Так как женщины теряют довольно много крови при менструациях, резервы железа у них обычно очень невелики и у них легче, чем у мужчин, может развиваться анемия, вызванная недостатком этого элемента. *Медь* необходима в очень малых количествах как компонент некоторых ферментных систем, а также для надлежащего использования железа при построении молекулы гемоглобина. В состав определенных ферментных систем входят следовые количества марганца, молибдена, кобальта и цинка; цинк например, является компонентом угольной ангидразы, алкогольдегидрогеназы и ряда других ферментов. Широко известна роль ионов *фтора* в профилактике кариеса зубов.

Вода необходима каждому растению и животному и составляет около двух третей человеческого организма. Для водных животных получение воды не составляет проблемы; напротив, им гораздо труднее избежать осмотического поглощения воды клетками, которое могло бы привести к разрушению последних. Большинство наземных животных пьют воду, но некоторые обитатели пустынь получают всю необходимую им воду с поедаемой пищей, а также используют воду, образующуюся при окислении жиров. Вода играет важную роль в терморегуляции организма.

Витамины. Витамины — сравнительно простые органические соединения, которые организм должен получать с пищей в очень малых количествах. Они весьма различны по своей химической структуре, но имеют одну общую черту — ни один из них не может синтезироваться в достаточном количестве самим организмом и поэтому организм должен получать его с пищей. Ясно, что для осуществления определенных метаболических функций витамины необходимы всем растениям и животным, но разные виды различаются по своей способности синтезировать их. Поэтому вещество, являющееся «витамином» для одного растения или животного, не обязательно будет таковым для другого. Например, получать с пищей витамин С — *аскорбиновую кислоту* — необходимо только человеку, обезьянам и морским свинкам;

остальные животные могут синтезировать его из глюкозы. Плесневый гриб *Neurospora* нуждается в *биотине*. Насекомые неспособны синтезировать холестерин, и можно было бы считать, что для этой группы животных он является витамином.

Те витамины, роль которых в обмене веществ уже выяснена, — ниацин, тиамин, рибофлавин, пиридоксин, пантотеновая кислота, биотин, фолиевая кислота и кобаламин — оказались составными частями одного или нескольких *коферментов*. Можно выделить две главные группы витаминов: *жирорастворимые витамины*, которые растворяются в жирах или растворителях липидов (А, D, Е, К), и *водорастворимые*, которые легко растворяются в воде (С и комплекс В). Недостаток хотя бы одного витамина вызывает специфическое заболевание (авитаминоз) с характерными симптомами, например *цингу* (недостаточность витамина С), *бери-бери* (недостаточность тиамина), *пеллагру* (недостаточность ниацина) или *рахит* (недостаточность витамина D; рис. 313).

Производное тиамина — *тиаминпирофосфат* — служит коферментом при окислительном декарбоксилировании α -кетокислот, например пировиноградной и α -кетоглутаровой; он является также коферментом транскетолазы. Рибофлавин в форме рибофлавинмонофосфата и *флавинадениндинуклеотида* необходим для протекания реакций переноса электронов в ми-

тохондриях и для некоторых окислительных процессов в эндоплазматической сети. Так как рибофлавин содержится в большинстве пищевых продуктов и синтезируется кишечными бактериями, недостаточность его встречается очень редко. Производное пиридоксина — *пиридоксальфосфат* — играет роль кофактора во многих реакциях обмена аминокислот (в трансаминировании, декарбоксилировании с образованием аминов и т. д.) и служит коферментом гликогенсинтетазы. *Биотин* участвует в качестве кофермента в реакциях присоединения CO_2 к различным органическим молекулам, например в превращении пировиноградной кислоты в щавелевоуксусную и в карбоксилировании ацетилкофермента А с образованием малонилкофермента А (первый этап биосинтеза жирных кислот). Биотин встречается в разнообразных пищевых продуктах, и недостаточность его может возникнуть только у тех людей, которые едят много сырых яиц: яичный белок содержит белковое вещество *авидин*, образующее с биотином прочный комплекс и препятствующее таким образом его функционированию.

Ниацин (амид никотиновой кислоты) входит в состав *никотинамидадениндинуклеотида* (НАД, или ДПН) и *никотинамидадениндинуклеотидфосфата* (НАДФ, или ТПН), которые служат коферментами многих дегидрогеназ и играют роль акцепторов или доноров водорода. Из фолиевой кислоты образуются коферменты тетрагидрофолиевая кислота, которая участвует во многих реакциях, связанных с переносом одного углеродного атома, и *биоптерин* — кофактор превращения фенилаланина в тирозин. *Кобаламин* (витамин B_{12}) также служит коферментом в некоторых реакциях переноса одного углеродного атома, например участвует в переносе метильных групп CH_3 . Кобаламин синтезируется бактериями, но не образуется в клетках высших растений и животных, так что он является «витамином» не только для животных, но и для высших растений. *Аскорбиновая кислота* играет какую-то роль в гидроксिलировании пролина (превращении его в оксипролин) при образовании коллагена, но в целом функция этого витамина еще не выяснена.

Витамин А, или *ретинол*, в сетчатке глаза превращается в ретинал — компонент светочувствительного пигмента, называемого *зрительным пурпуром*. Недостаток витамина А может привести к «куриной слепоте» (неспособности видеть при слабом свете), а в тяжелых случаях — к *ксерофтальмии*, т. е. образованию на роговице пленки из кератина, и слепоте. При ксерофтальмии кератин откладывается



Рис. 313. Ребенок, страдающий рахитом.

Недостаточность витамина D снижает способность организма усваивать кальций и фосфор; кости становятся мягкими и форма их изменяется. Это особенно заметно на ребрах, запястьях и лодыжках.

также на слизистых оболочках некоторых органов. Кроме превращения в ретинал, связанного со зрением, витамин А, несомненно, выполняет и какие-то иные метаболические функции, но они еще не выяснены. Растения синтезируют β -каротин — желто-оранжевый пигмент, молекула которого может расщепляться на две молекулы витамина А. Большие запасы этого витамина, достаточные человеку на несколько лет, хранятся в печени.

Витамин D (*холекальциферол*) участвует в прохождении ионов кальция через мембраны; возможно, что он стимулирует синтез специфического белка, необходимого для их переноса. Витамин D может образовываться в коже под действием ультрафиолетовых лучей из другого вещества — холеста-5,7-диенола; таким образом, он является действительно «витамином» лишь в том случае, если человек не получает достаточной дозы солнечных лучей. Известно около 10 структурно родственных между собой веществ, обладающих в различной степени активностью витамина D; одно из самых активных — *кальциферол*, получаемый из растительного стерина эргостерина путем его облучения (это обычный продажный витамин D). В избыточных дозах витамин D токсичен: он вызывает повышение концентрации кальция в крови и отложение его в мягких тканях. Вреден и избыток витамина А; острое отравление им может произойти у людей, поевших печени белого медведя, 0,5 кг которой содержит столько витамина А, что человеку его хватило бы на 20 лет. Чаще встречается хроническое отравление, вызываемое длительным приемом витаминных препаратов в избыточных дозах.

Несколько сходных между собой веществ, в совокупности называемых *витамином К*, поддерживают нормальную свертываемость крови, стимулируя синтез протромбина в печени. Эти вещества содержатся в разнообразных пищевых продуктах и синтезируются кишечными бактериями; поэтому недостаточность витамина К у человека чаще бывает связана не с недостатком его в пище, а с каким-либо нарушением его всасывания. Витамин Е, или α -*токоферол*, участвует в обмене веществ, но в чем именно состоит его роль, еще не установлено. При его недостатке самцы животных становятся стерильными вследствие дегенеративных изменений семенников; куры при недостаточности этого витамина откладывают яйца, из которых не вылупляются цыплята; в конце концов у животных наступает также дегенерация скелетных мышц. Возможно, что токоферол действует как антиоксидант и предохраняет некоторые лабильные компоненты клетки от

окисления, устраняя свободные радикалы — промежуточные продукты определенных реакций. По мнению некоторых исследователей, недостаточность токоферола приводит к накоплению перекисей жирных кислот, которые взаимодействуют с другими клеточными компонентами и разрушают их. Есть данные о том, что токоферол, возможно, играет какую-то роль в митохондриальной системе переноса электронов, но роль эта остается неясной.

228. ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Автотрофные организмы — водоросли и семенные растения — могут синтезировать все необходимые им органические молекулы из простых неорганических веществ и не нуждаются поэтому в пищеварительной системе. Такие просто устроенные водные растения, как водоросли, поглощают все питательные вещества из окружающей воды без помощи каких-либо специальных приспособлений. Наземные растения получают двуокись углерода из воздуха, главным образом с помощью листьев, а воду и минеральные вещества всасывают из почвы корнями. Существует несколько видов насекомоядных растений; эти довольно мелкие формы тоже не имеют особой пищеварительной «системы», но выделяют пищеварительные ферменты, сходные с аналогичными ферментами животных. В периоды активного фотосинтеза растения накапливают запасы углеводов и жиров, которые они могут использовать в другое время, когда фотосинтез невозможен, — ночью или в течение зимы. Зародыш растения неспособен сам синтезировать пищевые вещества, пока семя не прорастет и у зародыша не образуются функционирующие органы — корешок, лист и стебель. Чтобы начальные стадии роста были обеспечены энергией, семена должны иметь обильный запас углеводов и жиров. Когда приходит время использовать этот запас, начинаются ферментативные процессы, сходные с теми, которые происходят в кишечнике человека: крахмал, белки и липиды расщепляются, после чего их структурные компоненты могут быть использованы в клеточном метаболизме.

Для построения некоторых клеточных компонентов — белков и нуклеиновых кислот — кроме двуокиси углерода и воды растениям нужны еще азот, сера и фосфор; растения нуждаются также в ряде других минеральных веществ, образующих необходимые составные части определенных ферментов растительной (и животной) клетки. Нитраты, фосфаты и сульфаты, калий, магний, железо и другие катионы растение получает из почвы при помощи кор-



Рис. 314. Симптомы недостаточности различных минеральных веществ у растений табака.

Растение, изображенное в центре (контроль), получало все необходимые элементы; остальные растения получали все необходимое, за исключением элемента, указанного химическим символом со знаком «минус». Все эти растения одного сорта и возраста. Следует отметить сильное угнетение роста при недостатке азота и калия; зеленые, но деформированные листья при недостатке кальция; общий хлороз (не затрагивающий лишь участки вдоль жилок) при нехватке магния и, наконец, хлороз более старых листьев при недостатке фосфора (остальные листья имеют темную сине-зеленую окраску). При недостатке серы отмечается хлороз, выраженный в различной степени; обычно наиболее хлоротичны самые молодые листья. При недостатке азота, фосфора или калия наблюдается также некроз.

ней. Если в почве не хватает какого-либо из этих веществ, нормальный рост растения будет подавлен и оно может даже погибнуть (рис. 314). В настоящее время известно, что помимо указанных элементов растениям нужны следовые количества бора, марганца, меди, цинка, молибдена, кобальта, натрия и хлора (в виде хлоридов). Возможно, что в результате дальнейших исследований это список будет дополнен другими микроэлементами.

Одна из очевидных функций корня состоит в том, что он укрепляет растение в почве и поддерживает стебель в вертикальном положении; для этого корень образует под землей многочисленные разветвления. Глубина, на которую проникают корни, как правило, меньше высоты стебля, но боковые корни часто достигают большей длины, чем боковые ветви, и общая поверхность корневой системы обычно больше общей поверхности стеблевых органов. Корни могут не только закреплять растение в почве и всасывать минеральные вещества и воду:

у некоторых растений (например, у моркови и свеклы) они служат также местом хранения запасных питательных веществ.

Для того чтобы понять, каким образом корни поглощают минеральные вещества и воду, мы должны сначала ознакомиться со строением корневой системы. Кончик каждого корешка покрыт защитным *корневым чехликом* — наперстковидным «наконечником» из клеток, прикрывающим быстро растущую меристематическую зону (рис. 315). Наружная часть корневого чехлика по мере продвижения в почве непрерывно стирается и имеет поэтому грубую, неровную поверхность. Прикрытая чехликом точка роста состоит из активно делящихся меристематических клеток, из которых образуются все другие ткани корня и корневого чехлика. Непосредственно за точкой роста находится *зона растяжения*, клетки которой остаются недифференцированными и быстро растут в длину, поглощая много воды. Длина точки роста около 1 мм, зоны растяжения — от 3 до 5 мм; корень

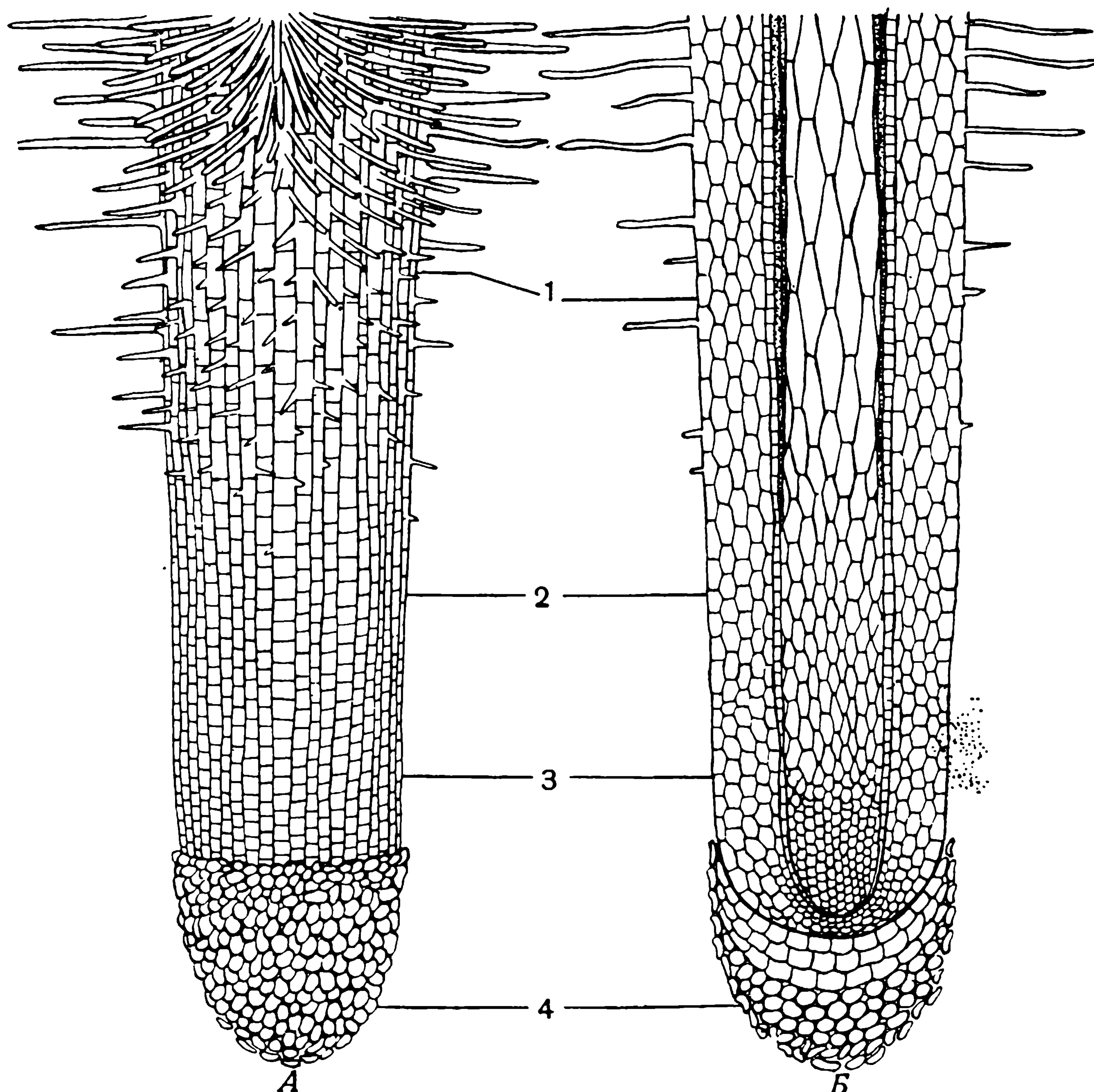


Рис. 315. Схематическое изображение кончика молодого корня.

А. Поверхность корня. Б. Продольный разрез корня, показывающий его внутреннее строение. 1 — зона дифференцировки (зона корневых волосков); 2 — зона растяжения; 3 — меристематическая зона (точка роста); 4 — корневой чехлик.

удлиняется только за счет роста этих двух участков.

За зоной растяжения следует зона *дифференцировки*, которую легко отличить по пушистому покрову из беловатых *корневых волосков*. В этой зоне клетки дифференцируются, образуя постоянные ткани корня. Каждый корневой волосок представляет собой тонкий, удлиненный боковой отросток, отходящий от эпидермальной клетки и сильно увеличивающий всасывающую поверхность; поэтому такие клетки более эффективно поглощают питательные вещества, чем обычные эпидермальные клетки. Корневые волоски очень нежны и недолговечны; образуясь непосредственно за зоной растяжения, они по мере удлинения корня засыхают и отмирают, так что ими покрыт лишь небольшой участок корня длиной примерно от 1 до 6 см.

Результаты специальных измерений дают представление о поразительно большой площади корневой поверхности, через которую может происходить всасывание воды и мине-

ральных веществ. Растения ржи выращивали по одному в ящиках площадью 30 см² и высотой 55 см. Через 4 недели, когда растения достигли высоты 50 см, осторожно отмывали всю почву и подсчитывали число корней. Длина корней одного растения составила 625 км, а их общая поверхность — 285 м²! По расчетам, суммарная длина их корневых волосков (которых было около 14 млрд.) достигала 10 500 км, а площадь поверхности — 480 м². Таким образом, общая активная поверхность корней и корневых волосков составляла 765 м².

Число и общая поверхность корней у данного растения зависят от многих факторов, в том числе от густоты стояния растений. У пшеницы при промежутках между растениями 3 м общая длина корней достигала 70 км, а при промежутках 15 см (у того же сорта) — менее 1 км. Сорняки на огороде уменьшают число и поверхность корней у бобов, гороха и помидоров, снижая тем самым их урожайность.

Первый корень, образующийся у молодого проростка, называют *первичным корнем*, а от-

ветвления от него — *вторичными корнями*. У некоторых видов имеется один мощный корень, обычно растущий вертикально вниз, от которого отходит множество гораздо более мелких вторичных корешков, — это корень *стержневого* типа (рис. 316, Б). У других видов бывают *мочковатые* корни, состоящие из многочисленных тонких веточек, примерно одинаковых по размерам (рис. 316, А).

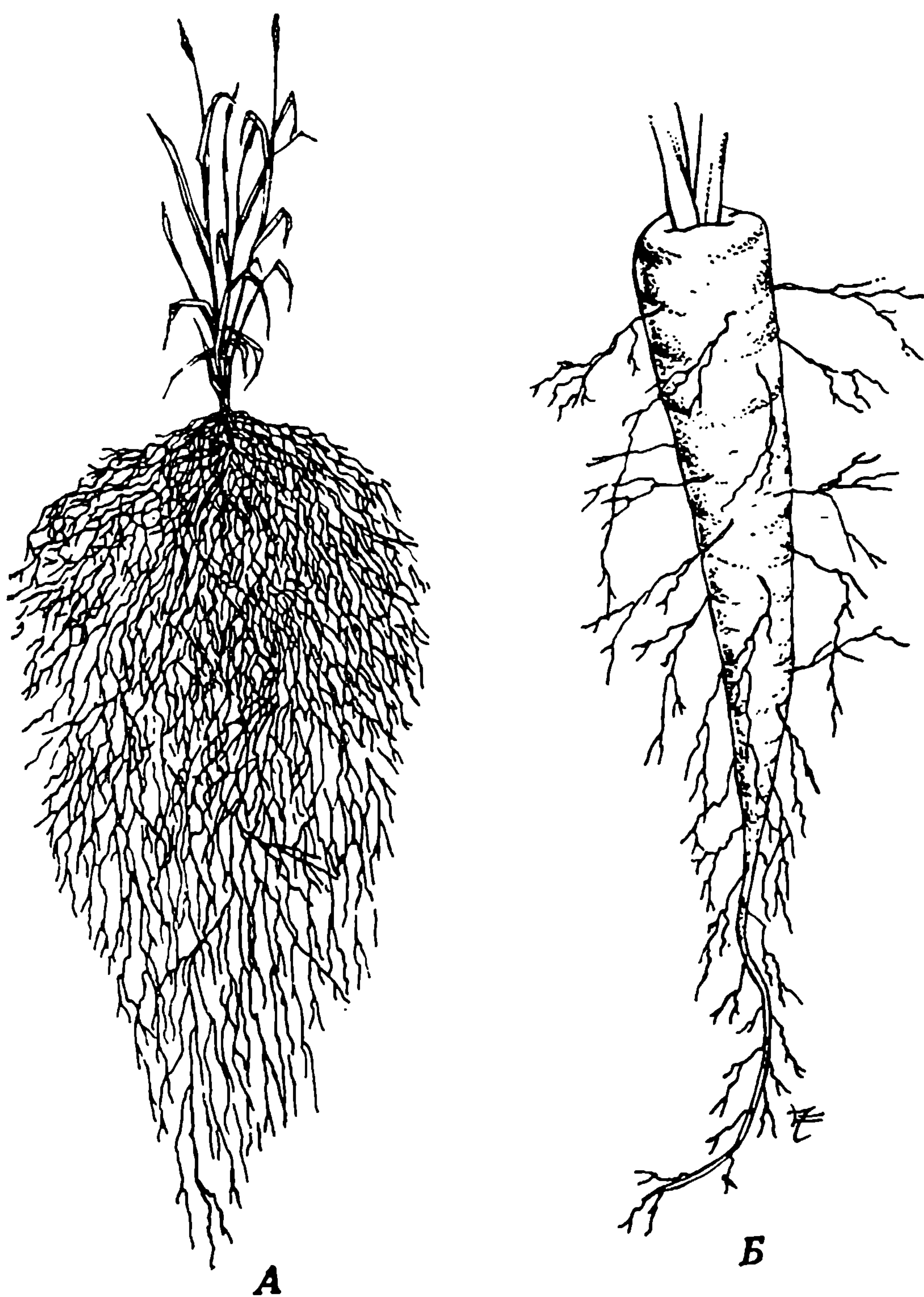


Рис. 316. Разные типы корневых систем растений. А. Мочковатый корень злака. Б. Стержневой корень моркови.

Добавочные корни, растущие у некоторых видов от стебля, листьев или иных органов, помимо главного корня, или от одного из его ответвлений, называются *придаточными корнями*; таковы, например, дополнительные отходящие от стебля корни у кукурузы и воздушные корни у плюща и других лазящих растений, которыми стебель прицепляется к стене или стволу дерева. Многие цветковые растения можно размножать, срезая у них побеги и создавая условия для роста придаточных корней у основания такого черенка.

На поперечном срезе корня в зоне корневых волосков можно видеть его сложное, высокоупорядоченное строение (рис. 317). На поверхности лежит *эпидермис*, состоящий из одного слоя прямоугольных тонкостенных клеток. Эпидермис корня в отличие от эпидермиса стебля

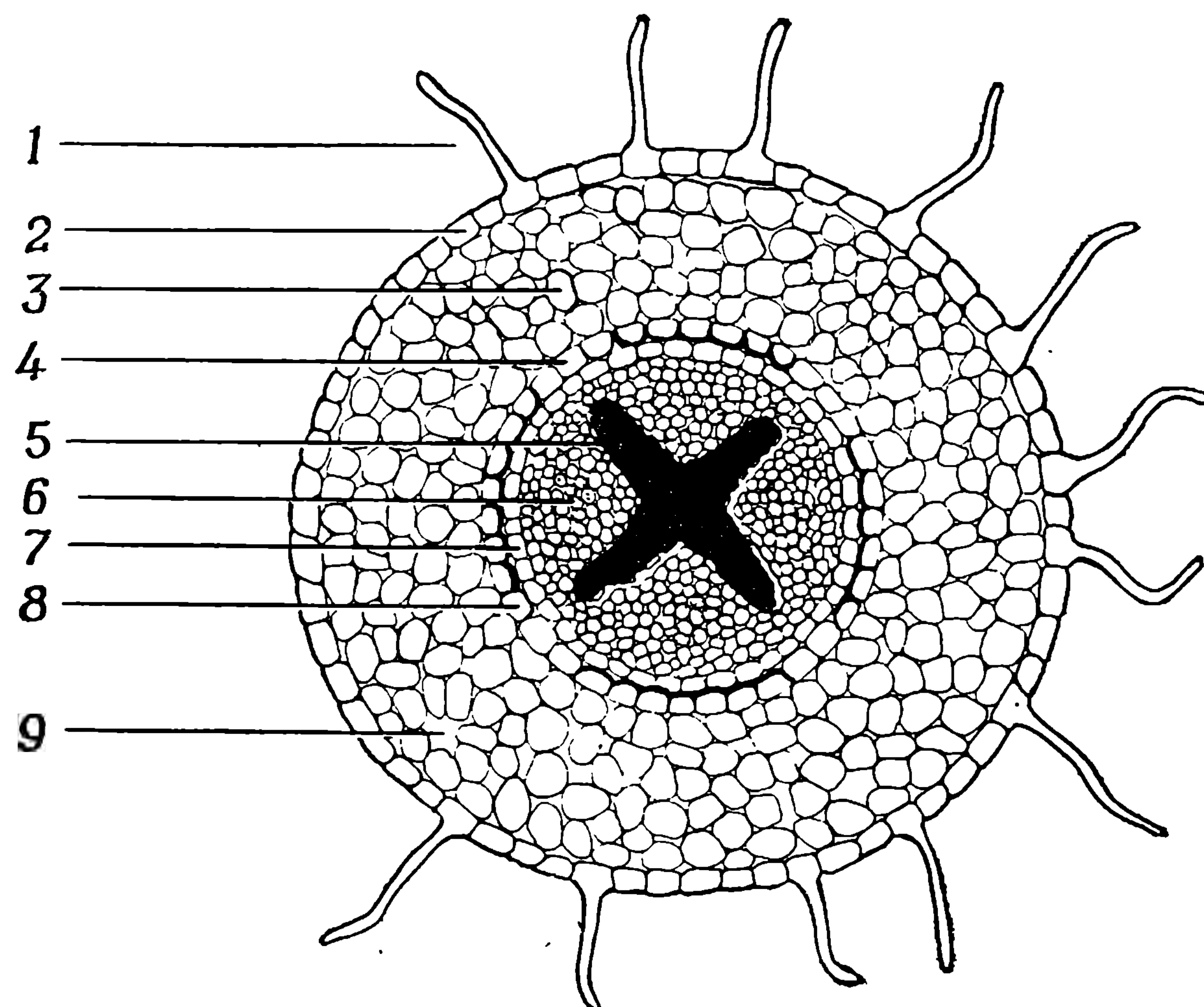


Рис. 317. Поперечный разрез корня вблизи его кончика в зоне корневых волосков.

1 — корневой волосок; 2 — эпидермис; 3 — паренхима коры; 4 — пропускная клетка; 5 — сосуды ксилемы; 6 — ситовидные трубки флоэмы; 7 — перицикл; 8 — эндодерма; 9 — межклетник.

обычно не покрыт снаружи восковой кутикулой; такая кутикула, несомненно, препятствовала бы всасыванию воды. Корневой волосок образуется как выпячивание стенки эпидермальной клетки, которое по мере роста приобретает форму волоска и может достигать 8 мм в длину. На каждом квадратном миллиметре поверхности корня находятся сотни корневых волосков. Почти все внутреннее пространство волоска занято ответвлением вакуоли эпидермальной клетки — между вакуолью и клеточной стенкой остается лишь тонкая прослойка цитоплазмы.

Под самым эпидермисом лежит толстая *кора*, состоящая из многих слоев крупных тонкостенных клеток почти шарообразной формы, между которыми можно видеть множество межклеточных пространств (*межклетников*). Эти клетки образуют проводящие пути для воды и минеральных солей, а также служат местом отложения крахмала и других питательных веществ. К внутренней границе коры примыкает однослойная *эндодерма*, отделяющая паренхиму коры с ее рыхло расположенными клетками от *центрального цилиндра*, или *стели*, где находятся проводящие ткани. В более старых частях корня клетки эндодермы утолщены и содержат воскоподобное вещество; стенки их пропитаны лигнином. В отдельных местах в эндодерме встречаются *пропускные клетки*, через которые вода и минеральные вещества проходят в стель. С внутренней стороны к эндодерме прилегает *перицикл* — один слой паренхим-

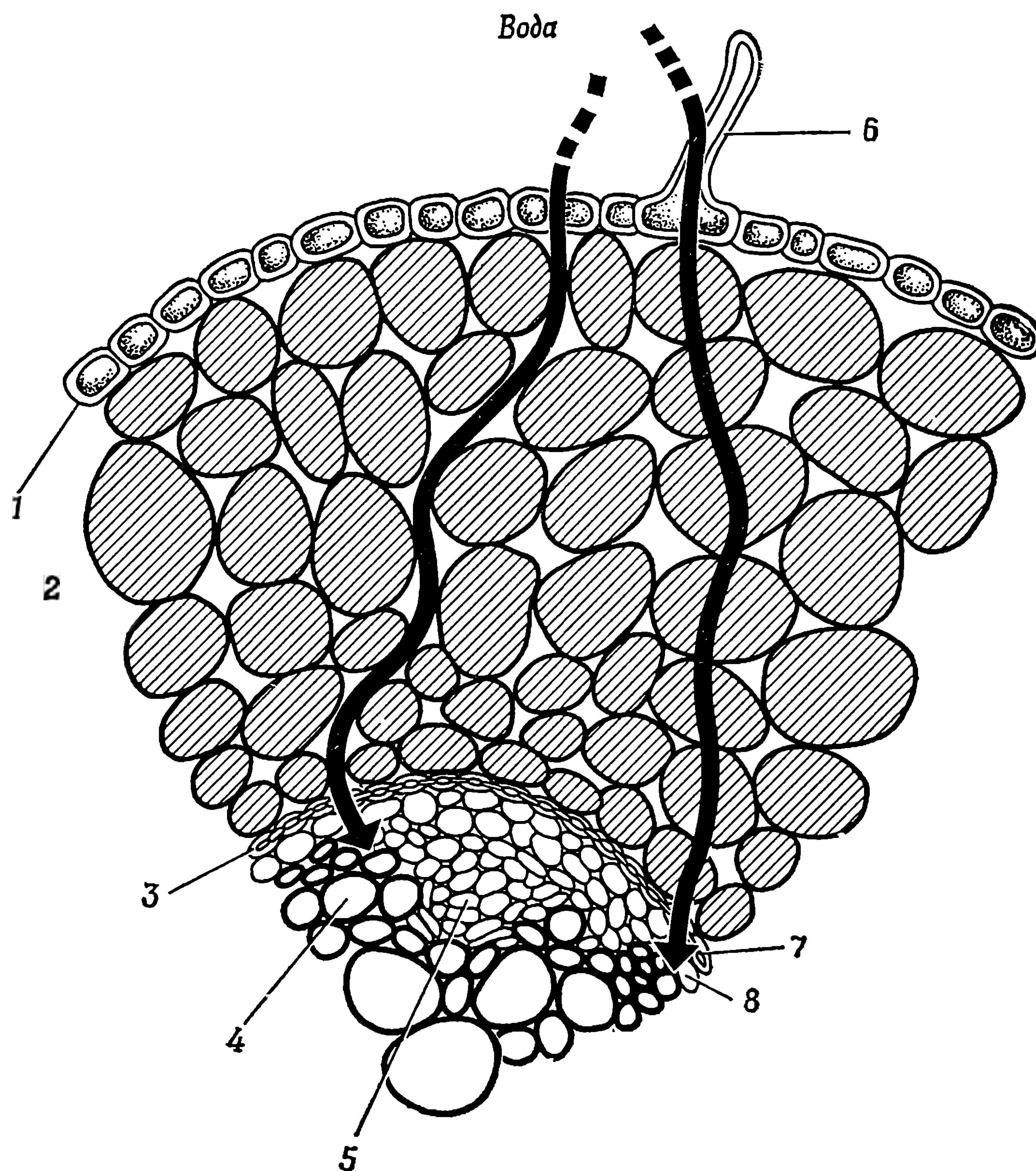


Рис. 318. Пути проникновения воды из почвы в центральный цилиндр корня.

1 — эпидермис; 2 — кора; 3 — полоска Каспари; 4 — ксилема; 5 — флоэма; 6 — корневой волосок; 7 — эндодерма; 8 — перицикл.

ных клеток, которые могут превращаться в метастематические клетки, дающие начало некоторой части корневого камбия и боковым корням. Возникновение вторичных корней в глубине первичного корня обеспечивает необходимую связь между проводящими тканями главного корня и его ответвлениями.

Центральная область, окруженная эндодермой и перициклом, состоит из двух проводящих тканей — *ксилемы* и *флоэмы*. Клетки ксилемы — *сосуды* и *трахеиды* — обычно располагаются в форме звезды или наподобие спиц колеса. Это толстостенные, удлиненные, округлые в поперечном сечении (трубковидные) клетки, проводящие воду. Между соседними лучами ксилемной звезды лежат группы клеток флоэмы, более мелких и тонкостенных. Некоторые клетки флоэмы представляют собой специализированные *ситовидные трубки*. В корнях деревьев, кустарников и других многолетних растений между ксилемой и флоэмой лежит обычно один слой клеток *камбия*; в результате деления камбиальных клеток образуются дополнительные слои флоэмы и ксилемы, и корень таким образом растет в толщину.

Переход воды из почвы в корневые волоски, а оттуда — через эпидермис, кору и эндодер-

му — в ксилему можно объяснить чисто физическими процессами (рис. 318). Вода, которую могут использовать растения, — это так называемая *капиллярная вода*, образующая тонкую пленку на поверхности частиц почвы. Корни, и особенно корневые волоски, соприкасаются с пленками такой воды. Капиллярная вода обычно содержит в растворенном виде минеральные соли и, возможно, некоторые органические соединения, но концентрация их здесь низка, так что раствор гипотоничен по отношению к жидкости, содержащейся в корневых волосках. В клеточном соке эпидермальных клеток довольно высока концентрация глюкозы и других органических соединений. Поэтому вода диффундирует из области с более высокой ее концентрацией (капиллярная вода) в область более низкой концентрации (внутренность корневых волосков). Переход воды через полупроницаемую перепонку — плазматическую мембрану корневых волосков — совершается путем осмоса. Плазматическая мембрана проницаема для воды, но не пропускает глюкозу и другие органические компоненты клеточного сока.

По мере того как клетки корневых волосков поглощают воду, их содержимое разбавляется

и их клеточный сок становится гипотоничным по отношению к соку лежащих под ними клеток коры. Поэтому вода стремится переходить из клетки эпидермиса в соседнюю клетку коры. Осмотическое давление в наружных клетках коры в свою очередь становится ниже, чем во внутренних, и вода начинает диффундировать дальше по направлению к центральному цилиндру. В конце концов вода доходит до проводящих элементов ксилемы и поднимается по ним в стебель и другие части растения. Удаление воды из центрального цилиндра по ксилеме ведет к поддержанию градиента концентрации воды между эпидермисом и ксилемой и позволяет корню непрерывно поглощать воду. Есть данные о том, что у некоторых растений клетки корня способны активно (с затратой энергии) секретировать воду внутрь, в сторону центрального цилиндра; возможно, что этот механизм используется в тех случаях, когда градиент концентрации между почвой и клетками корня слишком мал или даже имеет обратное направление.

Вода может совершать свой путь от эпидермиса к центральному цилиндру, не проходя через клетки коры. Стенки всех этих клеток построены из целлюлозы, которая обладает высокой способностью впитывать воду (по принципу «промокательной бумаги»), и вода может продвигаться к эндодерме вдоль этих целлюлозных стенок, а затем проникать в стель через тонкостенные пропускные клетки эндодермы. В целлюлозных стенках многих растительных клеток имеются крошечные отверстия, через которые цитоплазма одной клетки непосредственно сообщается с цитоплазмой другой, соседней клетки. Возможно, что эти соединительные тяжи, называемые *плазмодесмами*, служат еще одним важным путем для переноса воды, ионов, сахаров и аминокислот из клетки в клетку.

Вода, поступающая в сосуды ксилемы, повышает в них давление жидкости, подобно тому как это происходит в опыте с мешочком из полупроницаемой пленки, наполненным раствором глюкозы (рис. 20). Это *корневое давление* — один из факторов, обуславливающих восходящее передвижение сока по корням и стеблю к листьям. Листья непрерывно теряют влагу путем транспирации (разд. 234); кроме того,

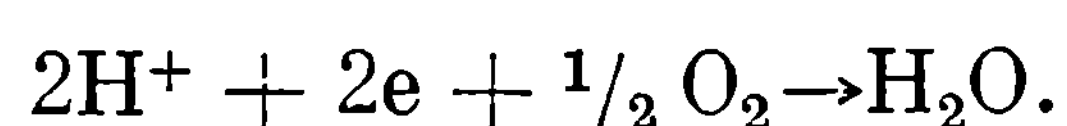
в результате фотосинтеза в них образуются новые молекулы глюкозы и других органических веществ. Эти два процесса поддерживают гипертоничность сока в корнях, и всасывание воды продолжается.

Поступление минеральных солей осуществляется частично путем простой диффузии, так как любой ион, находящийся в капиллярной воде почвы в большей концентрации, чем в клеточном соке корневого волоска, диффундирует внутрь волоска. Поглощение неорганических ионов происходит в основном независимо от поступления воды; при этом каждый вид ионов всасывается независимо от всех остальных, так как каждый из них диффундирует «вниз» по собственному концентрационному градиенту. Скорость поступления данного иона определяется разностью его концентраций в почвенной воде и в корне и такими факторами, как диаметр гидратированной ионной частицы, от которого зависит скорость ее проникновения через клеточные мембраны.

Некоторые, а может быть и все, корни поглощают неорганические ионы путем активного переноса, который требует затраты энергии. В таких корнях во время всасывания минеральных веществ против градиента концентрации можно обнаружить повышение интенсивности клеточного метаболизма. Концентрация неорганических ионов в соке растения довольно низка, и, для того чтобы обеспечить этими ионами стебель и листья, приток сока к ним должен быть очень велик. Минеральные вещества, поступающие в корни, быстро доставляются в другие части растения и быстро используются там, что снижает их концентрацию и позволяет поддерживать градиент концентрации на всем пути от почвы через корень и стебель до листа. Поглощенные из почвы нитраты восстанавливаются до аминогрупп и других азотсодержащих соединений. Часть аминогрупп включается в аминокислоты, используемые для синтеза белков; другие аминогруппы могут входить в состав одного из множества азотистых органических соединений, специфичных для того или иного вида растений. К таким соединениям относятся, в частности, специфические вещества пряностей, душистые вещества и лекарственные вещества, например хинин или морфин.

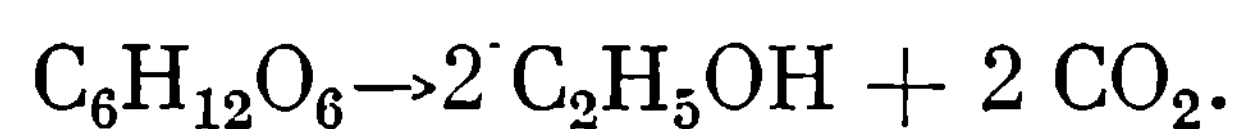
РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ

Энергию, необходимую растениям и животным для множества разнообразных видов активности, доставляют реакции *биологического окисления*, описанные в гл. V. Существенная черта этих реакций — перенос атомов водорода с одной молекулы (*донора водорода*) на другую (*акцептор водорода*) и сопровождающий его перенос энергии на фосфорноэфирную связь. В клетках животных и растений имеется ряд соединений, каждое из которых принимает атом водорода (или его электроны) от предшествующего соединения и отдает его последующему. Конечным акцептором водорода в метаболизме большинства растений и животных служит кислород, который превращается в воду:



Организм может хранить лишь небольшой запас кислорода в виде оксигемоглобина крови или аналогичного ему оксимоглобина мышц; поэтому для нормального обмена веществ организм должен непрерывно получать кислород.

В ряде реакций от молекул субстрата отщепляется CO_2 . Этот процесс, называемый *декарбоксилированием*, может происходить независимо от использования кислорода. Дрожжи, например, могут расщеплять сахар до спирта и углекислоты, не потребляя кислорода:



В большинстве животных и растительных клеток использование кислорода и отщепление CO_2 представляют собой сопряженные процессы. Образующаяся CO_2 должна выводиться из клеток и жидкостей тела, так как она реагирует с водой, образуя угольную кислоту H_2CO_3 . Совокупность процессов, при помощи которых животные и растительные клетки потребляют кислород, отдают углекислоту и переводят энергию в форму, доступную для использования, например в форму энергии АТФ, называется *дыханием*. Для дыхания всем клеткам необходима непрерывная доставка кислорода и непрерывное удаление CO_2 и воды. Для фотосинтеза клеткам зеленых растений необходимо все время получать CO_2 и воду и освобождаться от образующегося кислорода. Таким

образом, почти всем клеткам для выживания необходим непрерывный обмен газами с окружающей средой.

229. ГАЗООБМЕН У ПРОСТЕЙШИХ

У простейших и у других мелких растений и животных, обитающих в воде, газообмен совершается очень просто. Например, у туфельки, плавающей в пруду, в результате процесса дыхания, протекающего в митохондриях, концентрация кислорода в цитоплазме снижается, поэтому кислород диффундирует в клетку из окружающей воды, где его концентрация выше, так как она поддерживается диффузией кислорода из воздуха и выделением его фотосинтезирующей флорой пруда. Двуокись углерода, образующаяся в процессах обмена в клетке парамеции, диффундирует по градиенту концентрации в окружающую воду. Часть этой CO_2 таким же путем переходит в воздух, часть используется водными растениями при фотосинтезе, а часть превращается в карбонат-ионы CO_3^{2-} , которые затем реагируют с кальцием, магнием и другими катионами, образуя нерастворимые соли.

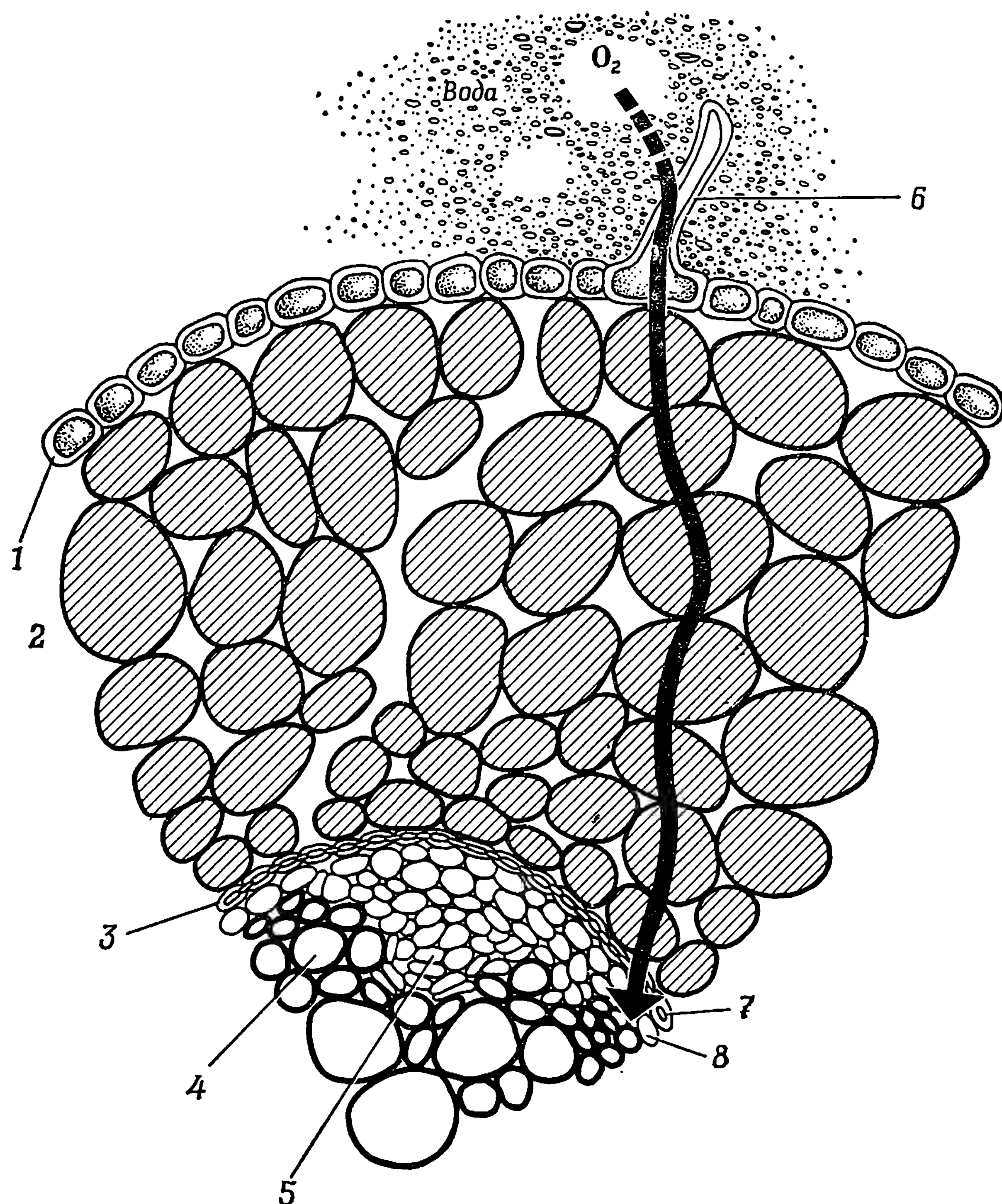
CO_2 переходит из прудовой воды в клетки водных растений, а кислород — в обратном направлении путем обычной диффузии «вниз» по соответствующим химическим градиентам. У простых растительных и животных организмов отношение поверхности к объему достаточно велико, так что скорость диффузии газов через поверхность тела не является фактором, лимитирующим интенсивность дыхания или фотосинтеза. У более крупных животных отношение поверхности к объему меньше и глубоко расположенные клетки уже не могут достаточно быстро обмениваться с окружающей средой газами путем диффузии. Поэтому клетки обмениваются углекислотой и кислородом с омывающей их *внеклеточной жидкостью*, а эта последняя — с внешней средой.

230. ГАЗООБМЕН У НАЗЕМНЫХ РАСТЕНИЙ

У высших растений нет специальных органов газообмена; никакого переноса газов из

Рис. 319. Путь диффузии кислорода в корне растения (участок корня в поперечном разрезе).

1 — эпидермис; 2 — кора; 3 — полоска Каспари; 4 — ксилема; 5 — флоэма; 6 — корневой волосок; 7 — эндодерма; 8 — перицикл.



одной части растения, например дерева или кустарника, в другую также практически не происходит. Каждая клетка корня, стебля или листа независимо от остальных клеток обменивается со своим окружением двуокисью углерода и кислородом путем диффузии.

В корнях и стеблях газообмен сравнительно невелик. Интенсивность клеточного дыхания у растений обычно значительно ниже, чем у животных; большая часть корней и ветвей лишена хлорофилла и не участвует в фотосинтезе; кроме того, в корне и стволе многие клетки мертвы. Кислород легко диффундирует из воздуха в промежутки между мелкими частицами почвы в окружающую их пленку воды и в корневые волоски (рис. 319). Затем он, также путем диффузии, проникает в клетки более глубоких слоев коры и наконец в клетки центрального цилиндра. Образующаяся в клетках углекислота диффундирует в обратном направлении и выходит наружу через корневые волоски. В более старых, утолщенных корнях, которые лишены корневых волосков и покрыты защитным слоем мертвых клеток (*пробковой* тканью), в этом слое имеются бесчисленные мелкие отверстия (*чече-*

вички), через которые газы и проходят внутрь и выходят наружу. Если почва сильно пропитана водой, то между ее частицами не остается воздушных пространств, и многие растения в таких условиях погибают.

Стволы и ветви деревьев и кустарников тоже покрыты толстым слоем пробки, состоящей из мертвых клеток и сильно затрудняющей диффузию. Здесь, так же как и в корнях, имеется множество чечевичек, через которые могут проходить газы. Зеленые стебли однолетних растений имеют тонкий наружный покров, не препятствующий газообмену.

При активном фотосинтезе лист интенсивно обменивается газами с внешней средой. Поступление в лист углекислоты и выделение кислорода происходят путем диффузии через особые поры на поверхности листа — *устьица* (рис. 320). Отверстие устьица — *устьичная щель* — расположено между двумя замыкающими клетками, которые регулируют его величину. В листе имеется много широких межклеточных пространств, сообщающихся с устьицами и свободно пропускающих газы. По мере использования CO_2 в процессе фотосинтеза concentra-

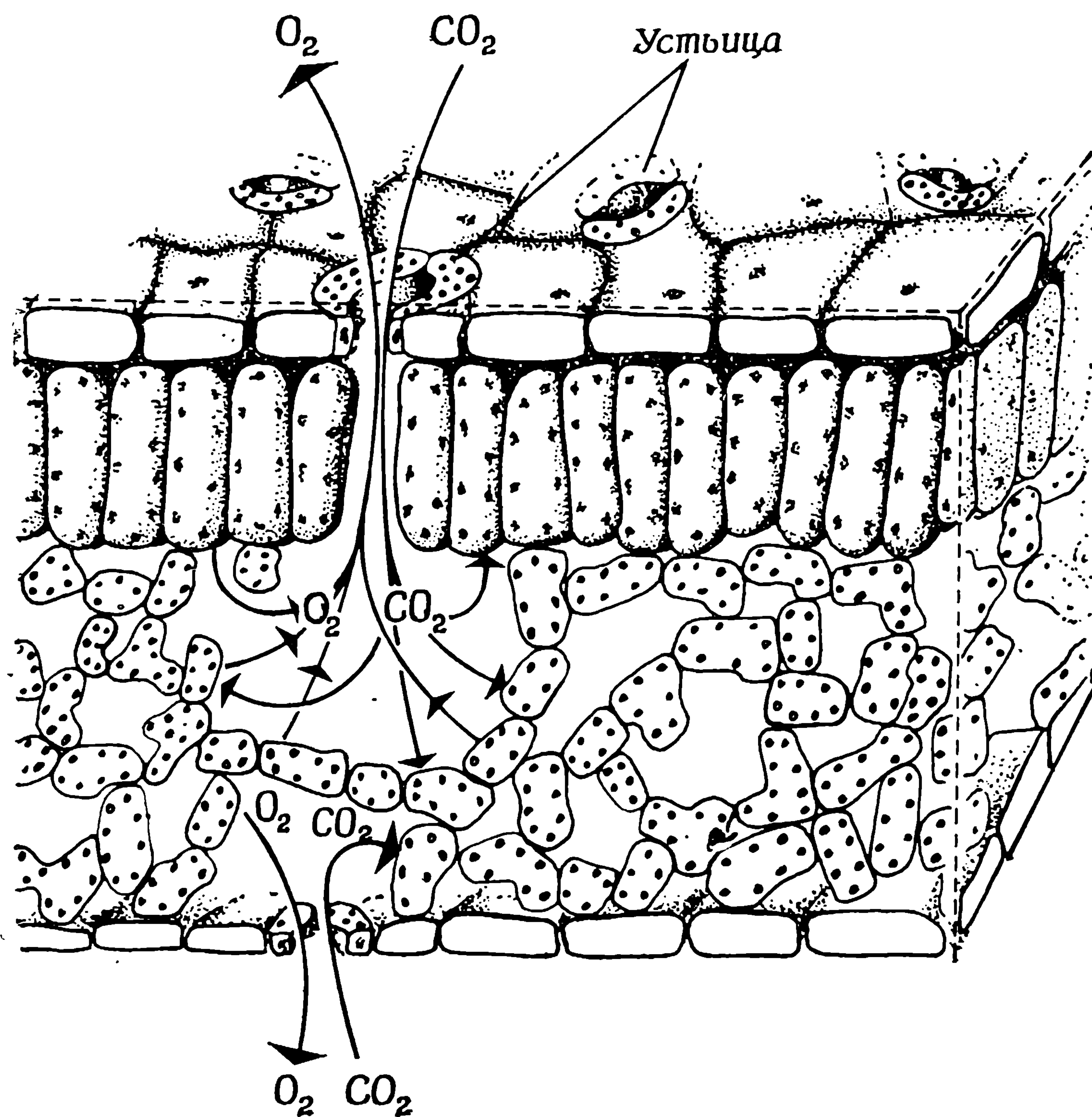


Рис. 320. Схематическое изображение строения листа (увеличенный поперечный разрез).

Стрелками показаны пути диффузии углекислоты через устьица внутрь листа и диффузии кислорода из фотосинтезирующих клеток через устьица наружу.

ция ее в клетке листа снижается и в клетку из окружающей ее водной пленки диффундируют новые молекулы CO_2 ; из внутренних воздушных пространств приходят другие молекулы CO_2 и растворяются в пленке воды; в свою очередь в лист через устьица снаружи из воздуха диффундирует CO_2 (содержание ее в атмосфере составляет около 0,03%). На всем своем пути она идет «сверху вниз» по градиенту концентрации. Этот градиент, определяющий передвижение молекул CO_2 , поддерживается в результате использования двуокиси углерода в клетках и превращения ее в какое-то другое вещество. Свободный кислород, образующийся в клетках листа, переходит из них в водную пленку, во внутренние воздушные пространства и через устьица наружу тоже путем диффузии по градиенту концентрации.

Скорость поступления CO_2 и выхода кислорода зависит от величины устьичной щели, которая в свою очередь регулируется *тургорным давлением* замыкающих клеток. Устьица обычно открываются утром под действием света и закрываются с наступлением темноты или в жаркую сухую погоду. Механизм, регулирующий тургор замыкающих клеток, подробно рассмотрен в разделе о транспирации (разд. 234).

У разных видов растений устьица могут находиться на верхней, нижней или на обеих поверхностях листа, а число их варьирует от нескольких тысяч до 100 тысяч и более на 1 см^2 .

Листья растений сталкиваются с той же проблемой, что и клетки дыхательных поверхностей у наземных животных: они должны обеспечивать достаточный газообмен, не теряя при этом слишком много воды. У растений засушливых мест листья обычно толстые, мясистые, с толстой кутикулой, а устьица расположены в углублениях.

231. ГАЗООБМЕН У ЖИВОТНЫХ

У большинства высших животных имеются для газообмена специальные органы — *жабры*, *легкие* или *трахеи* (рис. 321). Орган дыхания должен иметь тонкие стенки, облегчающие диффузию, и должен всегда оставаться влажным, чтобы газы по обе стороны мембраны были растворены в воде. Кроме того, необходимо какое-то приспособление, создающее циркуляцию жидкости, омывающей клетки. Таким образом, у высших животных между системой газообмена и системой «внутреннего транспорта» имеется тесная функциональная взаимосвязь.

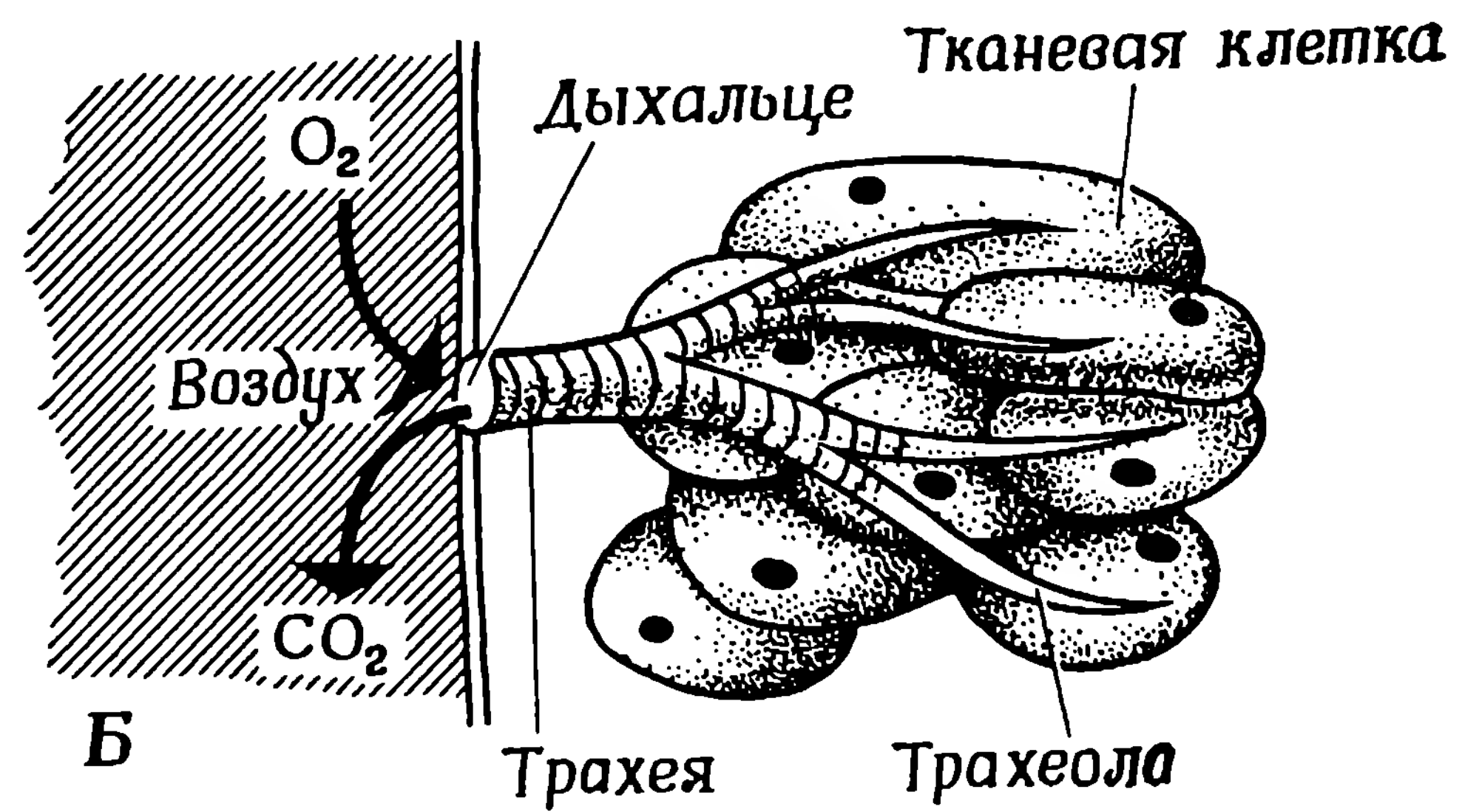
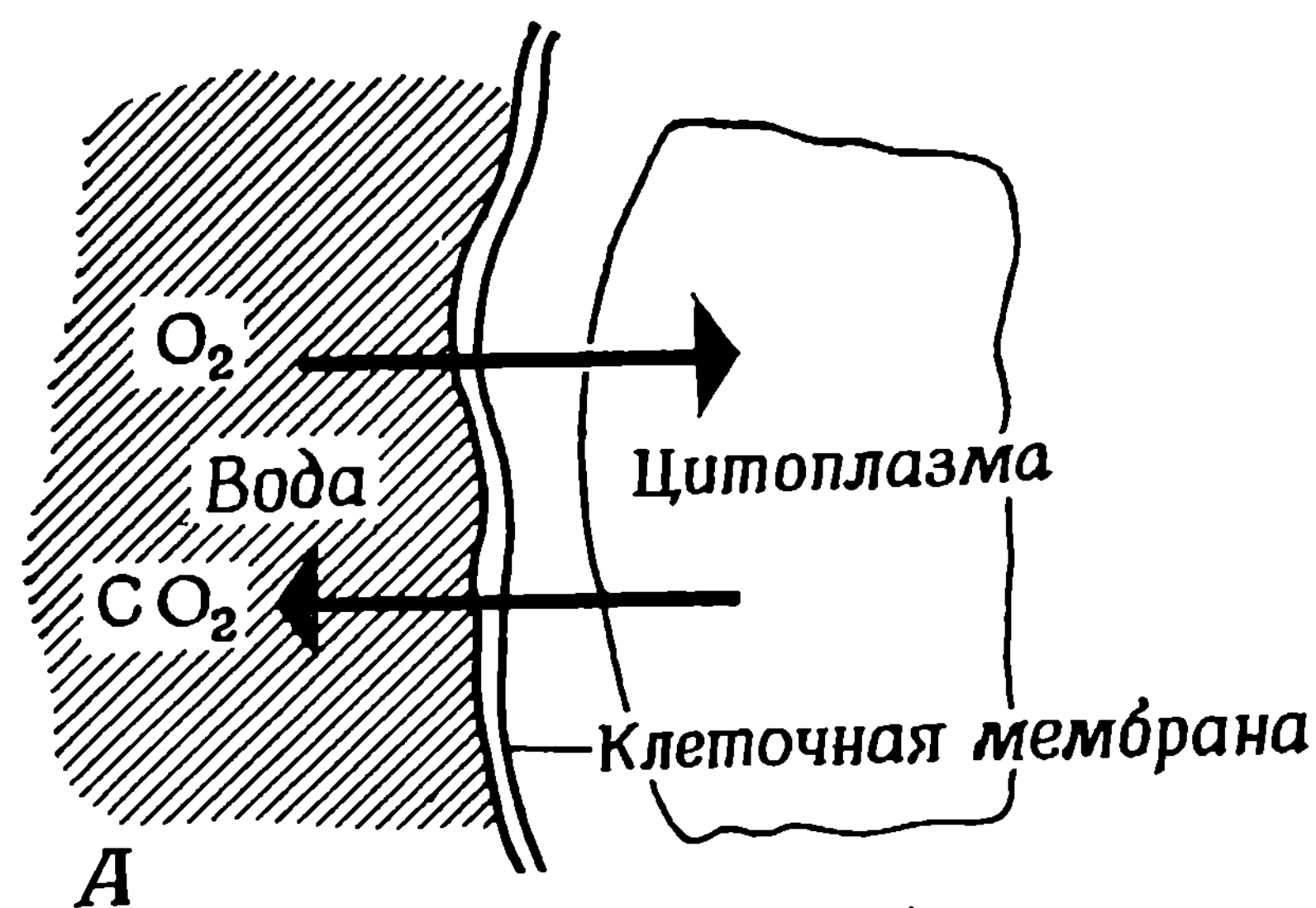
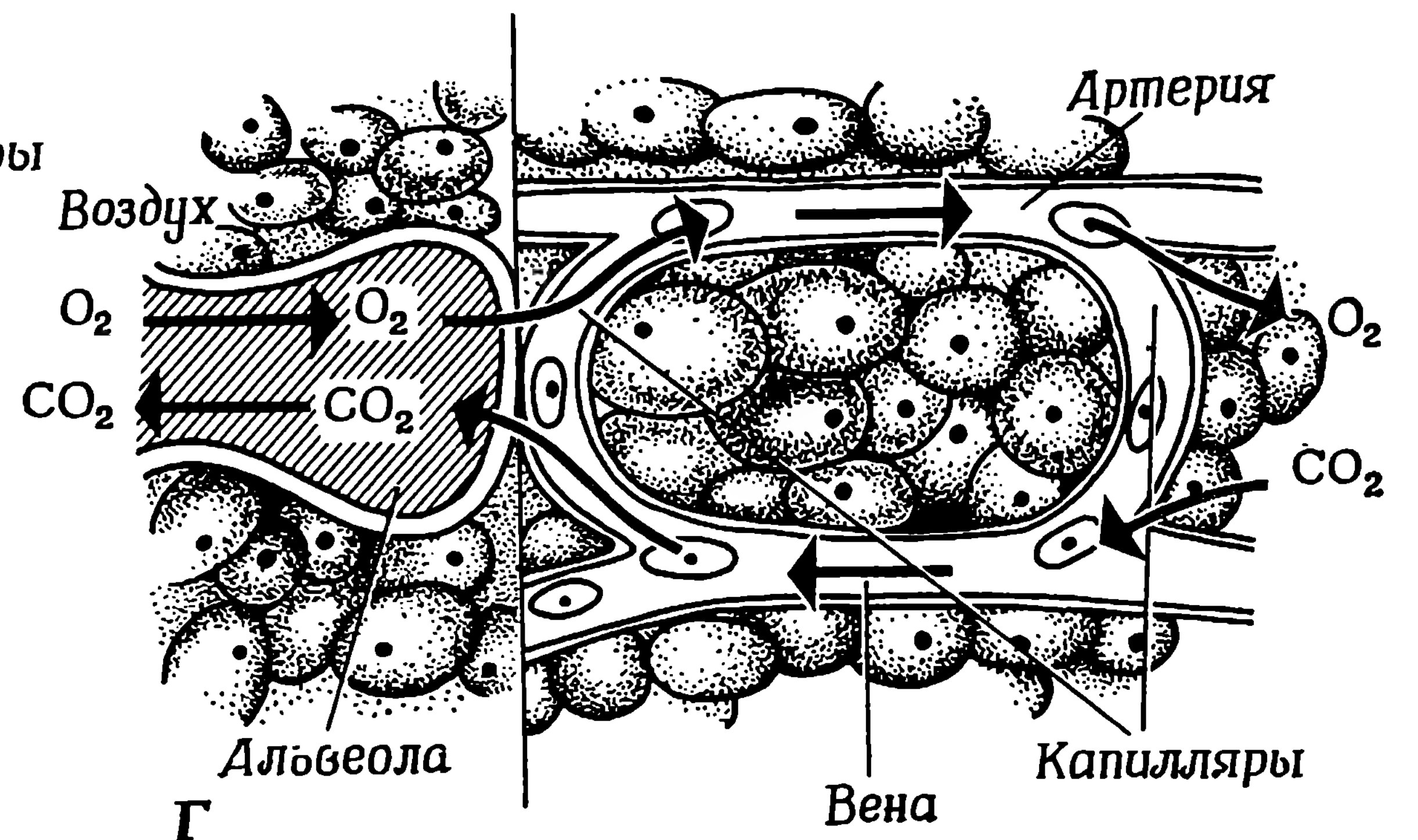
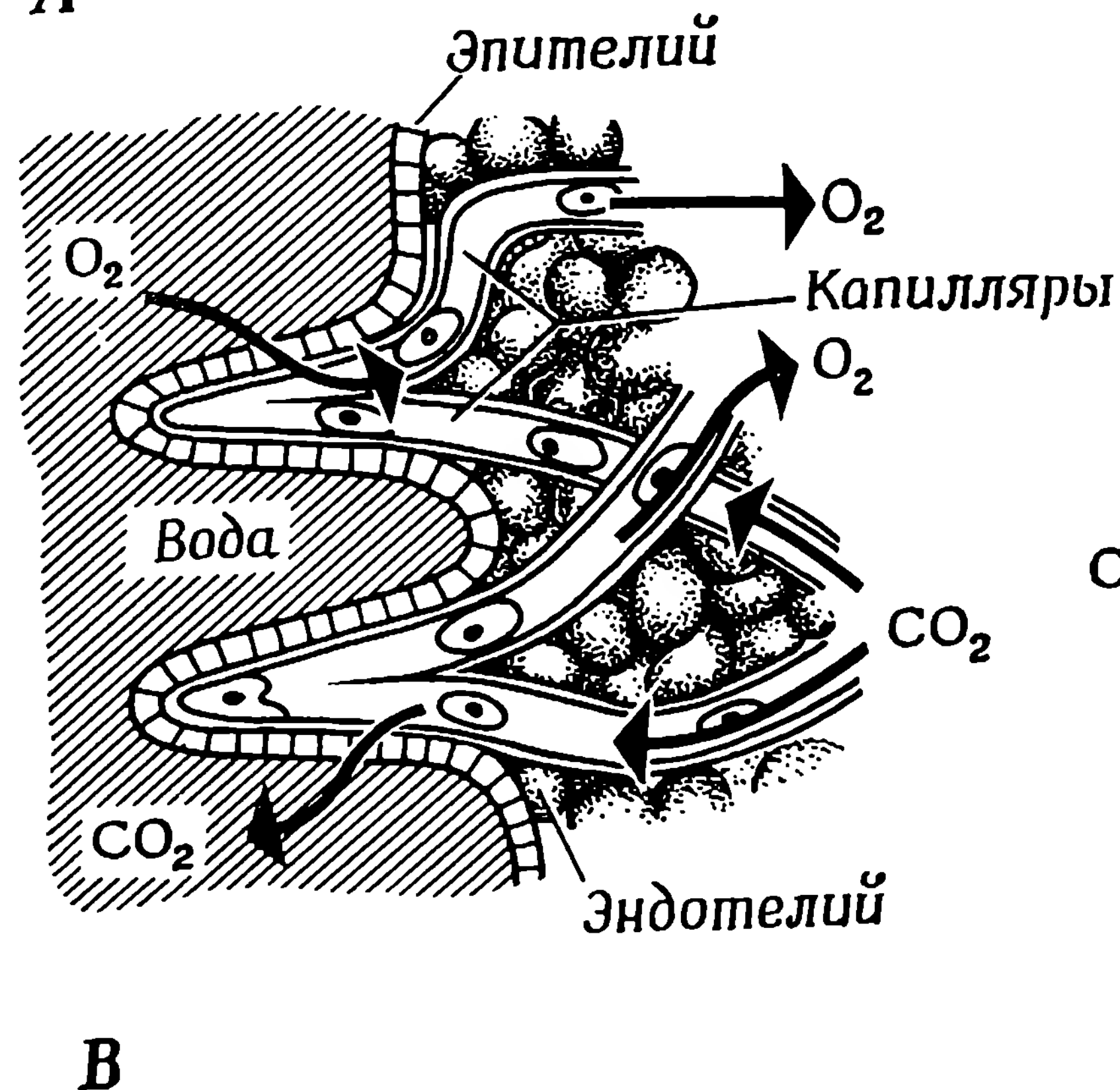


Рис. 321. Схемы газообмена у животных.

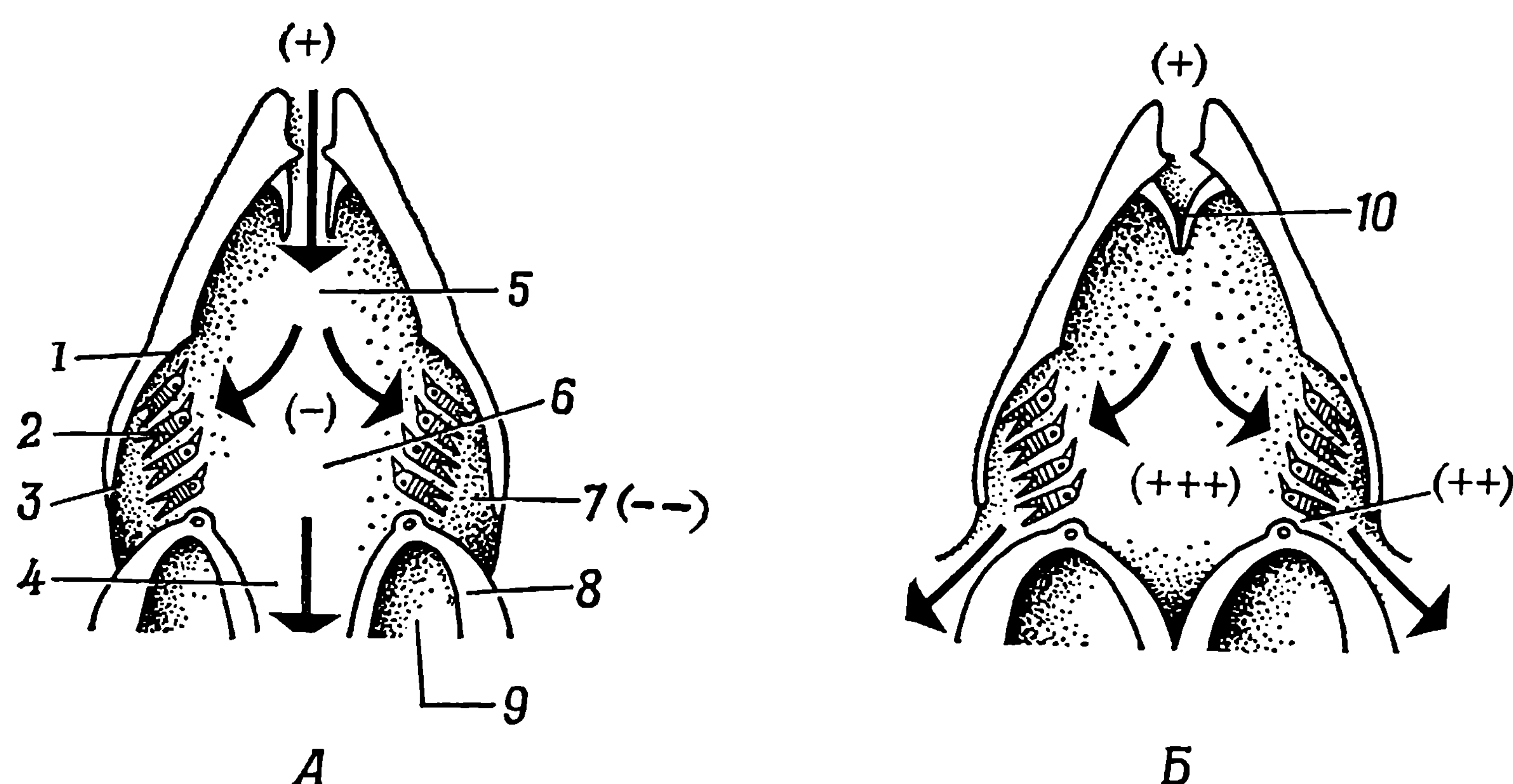
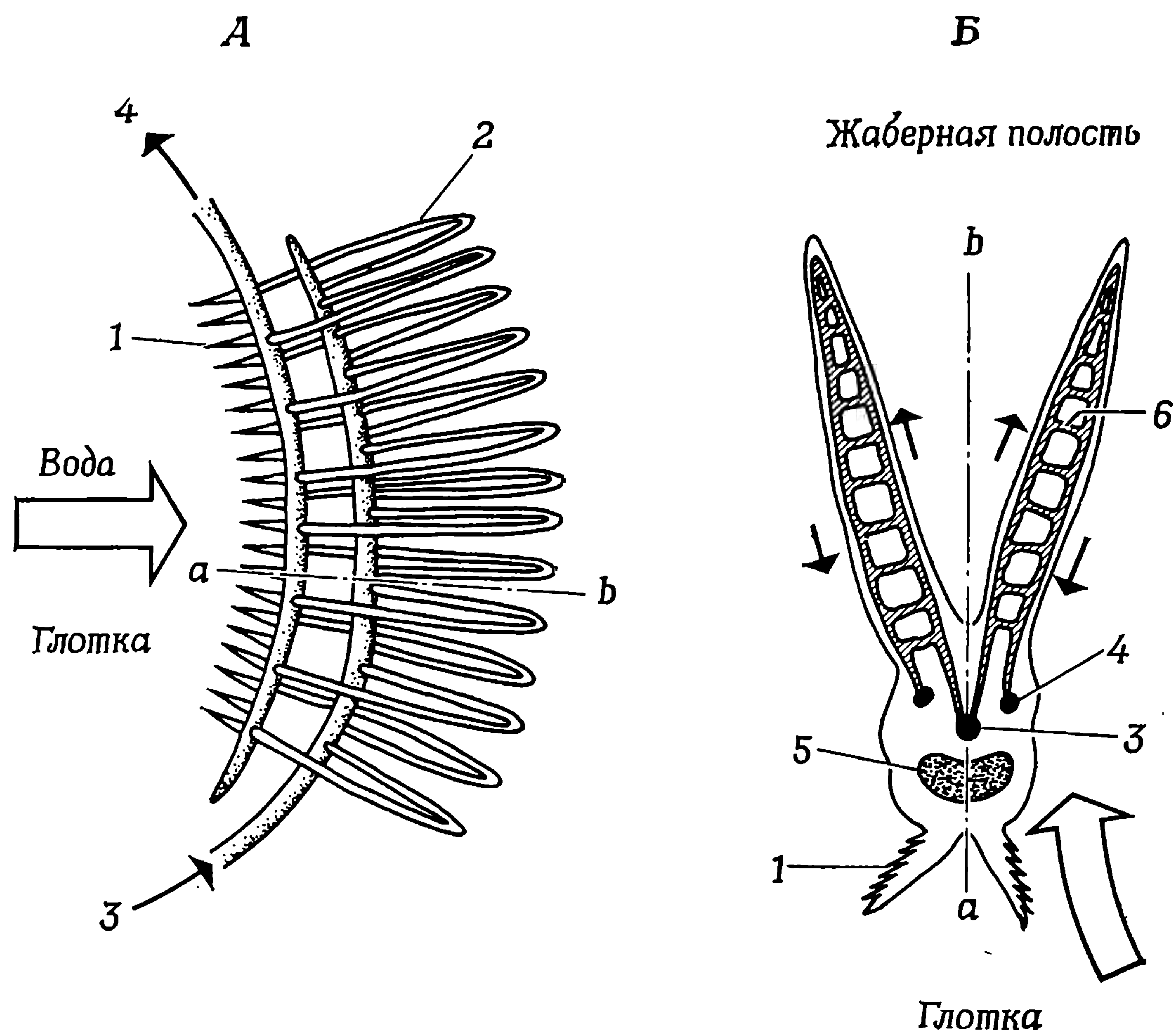
А. Амеба. Б. Насекомое (стенка тела); В. Рыба (жаберная нить). Г. Легкое позвоночных.



Высшим наземным животным, которые дышат воздухом, кислород всегда доступен, так как содержание его в воздухе составляет около 21 %. Зато перед ними возникает проблема поддержания дыхательной поверхности во влажном состоянии, так как воздух, с которым она соприкасается, обычно не насыщен водяными парами и поэтому сушит ее. Водным животным высушивание дыхательной поверхности не угрожает; однако даже в условиях хорошей аэрации в 100 мл воды содержится лишь около 1 мл кислорода, и в связи с этим организму может потребоваться какое-то приспособление, создающее непрерывный приток свежей, богатой кислородом воды к жабрам или иной дыхательной поверхности. Каждый литр воздуха, которым мы дышим, содержит около 210 мл кислорода, тогда как в литре свежей прудовой воды растворено всего лишь около 7 мл, а в литре морской воды — около 5 мл кислорода. Дождевой червь, находясь в своем подземном ходе, получает из воздуха достаточное количество кислорода, диффундирующего через его влажную кожу, и ему не приходится для этого приводить воздух в движение. В отличие от этого морской червь, живущий в песке или в трубке, должен все время совершать волнообразные движения, чтобы создавать вокруг себя постоянный ток воды, иначе ему не хватит растворенного в морской

воде кислорода. Зеленый краб может жить и в воде и на суше, получая кислород при помощи жабр, расположенных в специальной полости между верхней частью карапакса и местом прикрепления ног. В этой полости движется *скафогнатит* (веслообразная часть второй максиллы), обеспечивая непрерывный приток свежей воды к жабрам. Если парализовать скафогнатит, то в морской воде краб быстро погибнет, в воздушной же среде он будет жить неопределенно долго, так как скорость диффузии кислорода из воздуха достаточна для удовлетворения всех потребностей его организма.

Использование кислорода, а значит, и потребность в нем варьируют у различных животных в очень широких пределах. Мышь в состоянии покоя потребляет около 2500 мм³ кислорода на 1 г массы тела в 1 ч, а в периоды активности — до 20 000 мм³, тогда как у дождевого червя соответствующая величина составляет, вероятно, около 60 мм³, а у актинии — всего лишь 13 мм³. У дождевого червя и у некоторых земноводных газообмен происходит через их влажную кожу: у червя (и у лягушки, когда она не находится в воде) кожа выделяет слизь и жидкость, благодаря которым она всегда влажная и может поддерживать газообмен. Иногда, когда червь пытается переползти через каменистый участок или асфальтированную дорожку в су-



хую солнечную погоду, его органы, секретирующие жидкость и слизь, оказываются не в состоянии восполнить потерю влаги в результате испарения; кожа становится сухой, не может обеспечить газообмен, червь задыхается и погибает. Лягушке для того, чтобы избежать высыхания, приходится все время отыскивать прохладные и влажные места. Некоторые амфибии используют в качестве органа дыхания влажную выстилку ротовой полости.

У рыб, моллюсков и ракообразных, а также у некоторых амфибий и червей развились жабры, служащие органами газообмена (рис. 322). Это нитевидные тканевые выросты, покрытые тонким эпителием и пронизанные канальцами

для крови. Газы диффундируют из окружающей воды через тонкий жаберный эпителий в кровь. В морской воде количество растворенного кислорода относительно постоянно, но в реках и других пресноводных водоемах оно сильно колеблется. Каждое животное, дышащее жабрами, имеет какое-либо приспособление, обеспечивающее непрерывное омывание их током воды. Рыба, например, открывает рот, набирает воду, а затем, закрыв рот и сокращая ротовую полость, выталкивает воду через жаберные щели (рис. 323).

У насекомых и у некоторых других членистоногих задача снабжения клеток кислородом решается совершенно иным путем. В каждом

сегменте тела у них имеется пара *дыхалец* — отверстий, ведущих в разветвленную систему трубочек, называемых *трахеями*, по которым воздух проходит ко всем внутренним органам (рис. 324). Трахеи оканчиваются микроскопическими разветвлениями (*трахеолами*), наполненными жидкостью, через стенки которых кислород диффундирует в соседние клетки, а CO_2 — в обратном направлении. Крупные насекомые

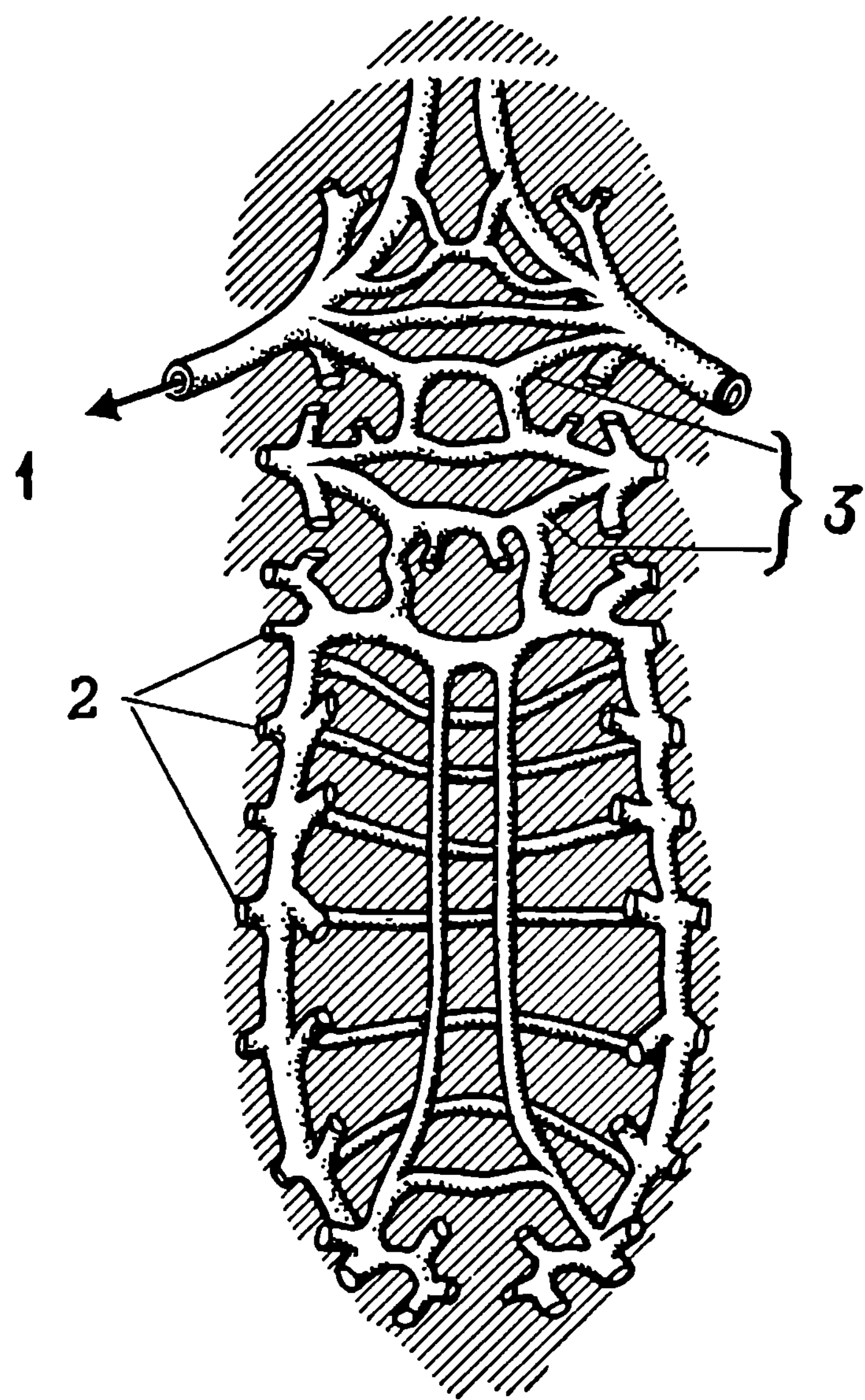


Рис. 324. Схематическое изображение крупных трахей в теле насекомого.

1 — к крыльям; 2 — дыхальца; 3 — трахеальные стволы. По трахеям к клеткам поступает кислород и удаляется углекислота. С наружным воздухом трахеи сообщаются через дыхальца — отверстия в стенке тела, через которые проходят газы.

могут активно продувать трахеи воздухом, сокращая мышцы брюшка. Так, прямокрылые, расширяя брюшко, набирают воздух через переднюю пару дыхалец, а затем при сокращении брюшка воздух выходит через 6 задних пар дыхалец. Трахейная система вполне эффективна: она обеспечивает поступление в клетки кислорода и выход из них CO_2 путем диффузии, и при этом насекомые обходятся без быстрого течения крови, необходимого позвоночным для снабжения их клеток кислородом.

У человека и у других позвоночных, дышащих воздухом, дыхательная система состоит из *легких*, где происходит собственно газообмен, и системы трубок, по которым воздух попадает в легкие (рис. 325). Легкие представляют собой полые мешки, подразделенные на тысячи обособленных мешочков (*альвеол*) с влажными стенками, снабженных густой сетью кровеносных капилляров. Стенки альвеол очень

тонкие, и газы легко диффундируют через них из полости альвеолы (которая сообщается с наружным воздухом) в находящиеся с другой стороны капилляры (рис. 326). Альвеолы лежат в сети эластических соединительнотканых волокон, которая поддерживает их и придает легким большую эластичность и упругость. Форма и расположение легочных альвеол позволяют свести к минимуму потерю воды и поддерживать их внутреннюю поверхность влажной. По приближенной оценке, общая поверхность альвеол, через которую могут диффундировать газы, составляет у взрослого человека свыше 100 м^2 , т. е. в 50 с лишним раз больше поверхности кожи.

Нет никаких данных о том, что клетки легких активно секретируют кислород в кровь.

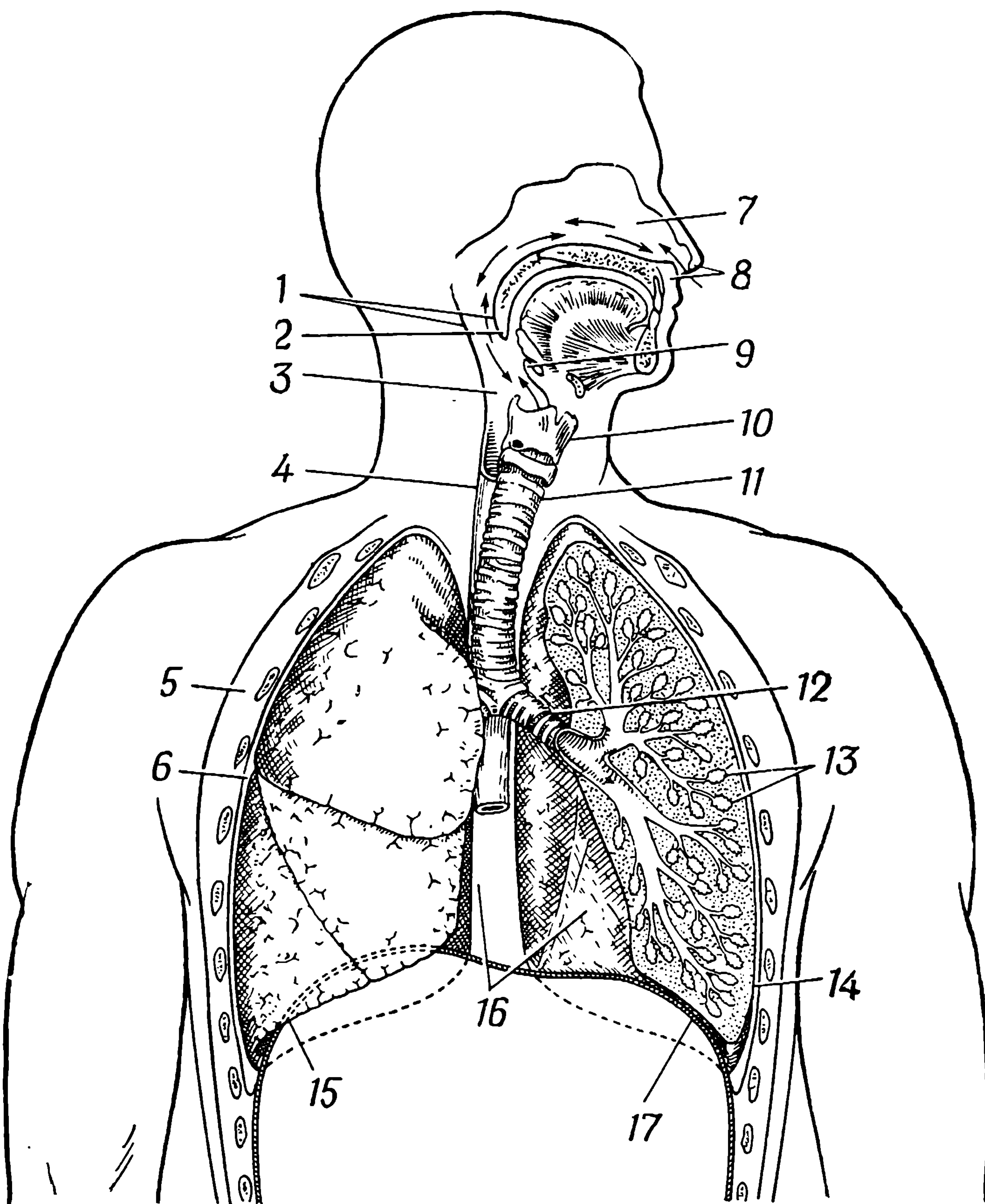


Рис. 325. Схема дыхательной системы человека.

1 — хоаны; 2 — язычок; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — стенка тела; 6 — плевральная полость; 7 — носовая полость; 8 — ноздри; 9 — надгортанник; 10 — гортань; 11 — трахея; 12 — бронх; 13 — альвеолы; 14 — левое легкое (в разрезе); 15 — правое легкое (наружная поверхность); 16 — область, занятая сердцем; 17 — диафрагма.

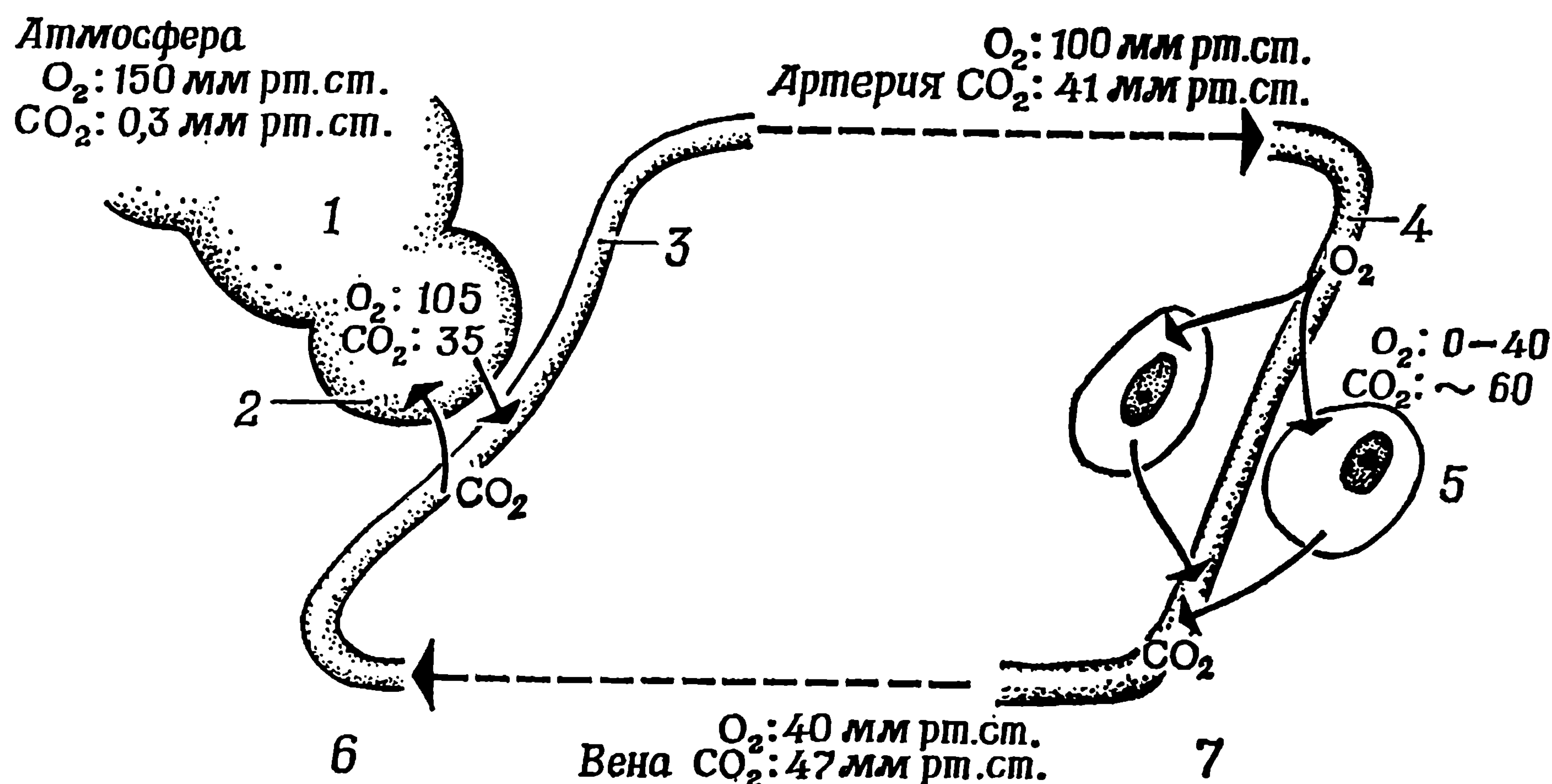


Рис. 326. Газообмен в легочной альвеоле и в ткани, потребляющей кислород.

Схема, показывающая парциальное давление кислорода и углекислоты в легких, крови и тканях (мм рт.ст.) и диффузионные градиенты, обуславливающие передвижение молекул. 1 — воздушный мешок; 2 — альвеола; 3 — легочный капилляр; 4 — тканевый капилляр; 5 — клетка тела; 6 — наружное дыхание; 7 — внутреннее дыхание.

Скорость обычной диффузии более чем достаточна для поступления нужного количества кислорода: он переходит «вниз» по крутому химическому градиенту, из области высокой концентрации в область низкой концентрации. Содержание кислорода, если выразить его как парциальное давление O_2 в газовой фазе или «напряжение» O_2 в жидкости (то и другое в миллиметрах ртутного столба), составляет 150 во вдыхаемом воздухе, 105 в воздухе легочных альвеол, 100 в крови, оттекающей от легких, и около 40 в крови, оттекающей от тканей тела (рис. 326). Напряжение кислорода в тканях варьирует в пределах от 40 мм рт.ст. до величины, близкой к нулю.

232. ТРАНСПОРТНЫЕ СИСТЕМЫ РАСТЕНИЙ

У самых простых растительных организмов, состоящих из одной клетки или небольшой группы клеток, никакой транспортной системы нет. Снабжение каждой клетки необходимыми исходными материалами обеспечивается простой диффузией, в некоторых случаях дополняемой механизмами облегченной диффузии или активного переноса. У крупных и более сложно организованных сосудистых растений транспортные системы имеются, но они проще, чем у животных, и принцип их строения совершенно иной. Как мы уже видели, большая часть клеток высшего растения обменивается газами с внешней средой прямым путем — через межклеточные пространства. Однако высшим растениям пришлось выработать систему для доставки воды из корней, находящихся в почве, где происходит фотосинтез, а также систему для доставки синтезируемых в листьях органических веществ клеткам стебля и корней, которым

эти вещества необходимы для процессов метаболизма и роста.

В отличие от сложной транспортной системы высших животных, состоящей из сердца и кровеносных сосудов, у высших растений эта система устроена проще и состоит из ксилемы и флоэмы. У некоторых растений есть еще третья подсистема, содержащая *латекс* — млечный сок, богатый углеводами, жирами и белками, из которого получают ряд ценных продуктов, в частности каучук. По проводящим элементам *ксилемы* вода и минеральные вещества передвигаются вверх по стеблю — из корней в листья, а по трубкам *флоэмы* питательные вещества, синтезированные в листьях, передвигаются вниз по стеблю и используются или запасаются в самом стебле и в корнях. Однако по флоэме питательные вещества могут перемещаться также и снизу вверх (в верхушки побегов и расположенные выше завязи и плоды). Весной, когда листьев еще нет, основная масса органических веществ, необходимых для роста и развития почек, доставляется ксилемой из резервов корней, стволов и стеблей. Передвижение воды по ксилеме и питательных веществ по флоэме называют *транслокацией*. Физико-химическая основа этих двух процессов несколько различна: вода и растворенные в ней вещества поднимаются по сосудам и трахеидам ксилемы, не содержащим живой протоплазмы, в результате совместного действия *транспирации* и *корневого давления*, а питательные вещества транспортируются живыми клетками флоэмы с поразительной быстротой при помощи механизмов, которые еще не вполне ясны.

Артерии и вены животных — это толстые трубки, которые разветвляются на все более тонкие трубочки. В отличие от кровеносных со-

судов все трубки ксилемы и флоэмы очень тонкие и собраны в *сосудистые пучки*. В нижней части стебля (или ствола) каждый пучок содержит много сосудов, а в верхних частях их становится все меньше, так как они постепенно расходятся по боковым ветвям.

Растворы, движущиеся по ксилеме и флоэме, представляют собой сложные смеси многих веществ, органических и минеральных, состав которых может быть весьма различным в различных растениях, в разных частях одного растения и в разное время года. Сок растений содержит до 98% воды, а также соли, сахара, аминокислоты, ферменты и другие белки, органические кислоты (лимонную, яблочную и т. п.) и гормоны (например, индолилуксусную кислоту). Растительные соки в отличие от плазмы крови у животных имеют обычно несколько кислую реакцию (рН от 7 до 4,6).

233. СТЕБЕЛЬ И ЕГО ФУНКЦИИ

Стебель (у деревьев — ствол, ветви и побеги) служит связующим звеном между корнями, через которые вода и минеральные вещества поступают в растение, и листьями, в которых синтезируются питательные вещества. Проводящие ткани стебля составляют единое целое с аналогичными тканями корня и листа — это пути передвижения веществ. Клетки некоторых стеблей содержат хлорофилл, и в них происходит фотосинтез; другие клетки специализированы для запасаания крахмала и иных питательных веществ. Стебель и ветви поддерживают листья в таком положении, чтобы на них падало возможно больше солнечного света, а цветки и плоды — в положении, наиболее благоприятном для осуществления размножения. В точках роста стеблей образуются зачатки листьев и цветков.

Неопытному человеку в ряде случаев трудно отличить корни от стеблей, так как у многих растений стебли растут под землей, а корни иногда бывают надземными. У папоротников и многих травянистых растений имеются подземные стебли, называемые *корневищами*. Они растут непосредственно под поверхностью почвы и образуют надземные листья. У таких растений, как картофель, развиваются утолщенные подземные стебли — *клубни*, приспособленные для хранения запасов пищи. Луковица лука — это подземный стебель, окруженный перекрывающимися, плотно прилегающими друг к другу чешуевидными листьями. Строение корней и стеблей различно: только на стеблях имеются узлы, от которых отходят листья. Кончик корня всегда покрыт корневым чехли-

ком, тогда как верхушка стебля обнажена, если только она не заканчивается верхушечной почкой.

В стебле проводящие ткани обычно расположены в виде колец: флоэма образует наружное кольцо, а ксилема — внутреннее; в корне же пучки трубок флоэмы лежат между лучами звездообразной массы ксилемы.

Стебли растений бывают травянистыми или деревянистыми. Мягкий, зеленый, довольно тонкий *травянистый* стебель типичен для *однолетних* растений. Такие растения образуются из семени, развиваются, цветут и дают семена в течение одного вегетационного периода, отмирая до наступления зимы. Другие травянистые растения являются *двулетними* — их жизненный цикл продолжается 2 года. В течение первого вегетационного периода в корне растения откладываются питательные вещества. Затем листья растения отмирают, а на следующий год из верхушки развиваются цветущие стебли, которые дают семена. Примеры двулетников — морковь и свекла. Растения с мягкими и нежными стеблями, поддерживаемые преимущественно за счет тургорного давления, называются *травянистыми*.

Сильно отличаются от травянистых однолетних и двулетних растений *деревянистые многолетние растения*, живущие гораздо дольше двух лет и имеющие толстый прочный стебель, или ствол, покрытый слоем пробки. *Дерево* — это деревянистостебельное многолетнее растение, которое начинает ветвиться на некотором расстоянии от поверхности почвы и имеет поэтому главный стебель, или *ствол*. *Кустарники*, к которым относятся, например, сирень, олеандр и боярышник, — это деревянистые многолетние растения со многими стеблями примерно одинакового размера, начинающимися у поверхности почвы.

По общепринятому мнению, деревянистостебельные растения более примитивны, чем травянистые, так как, судя по имеющимся данным, первыми истинными семенными растениями на земле были деревянистостебельные многолетние растения. В прошедшие геологические эпохи такие растения заходили далеко на север, вплоть до Гренландии. Но в результате наступившего в конце мезозоя похолодания некоторые из них вымерли, а многие виды были отеснены к экватору. Другие растения приспособились к холоду — они выработали такой жизненный цикл, при котором рост и цветение завершаются в один год — в течение теплого летнего периода, а холодостойкие семена переносят суровые условия зимы; иными словами, такие растения превратились в травы.

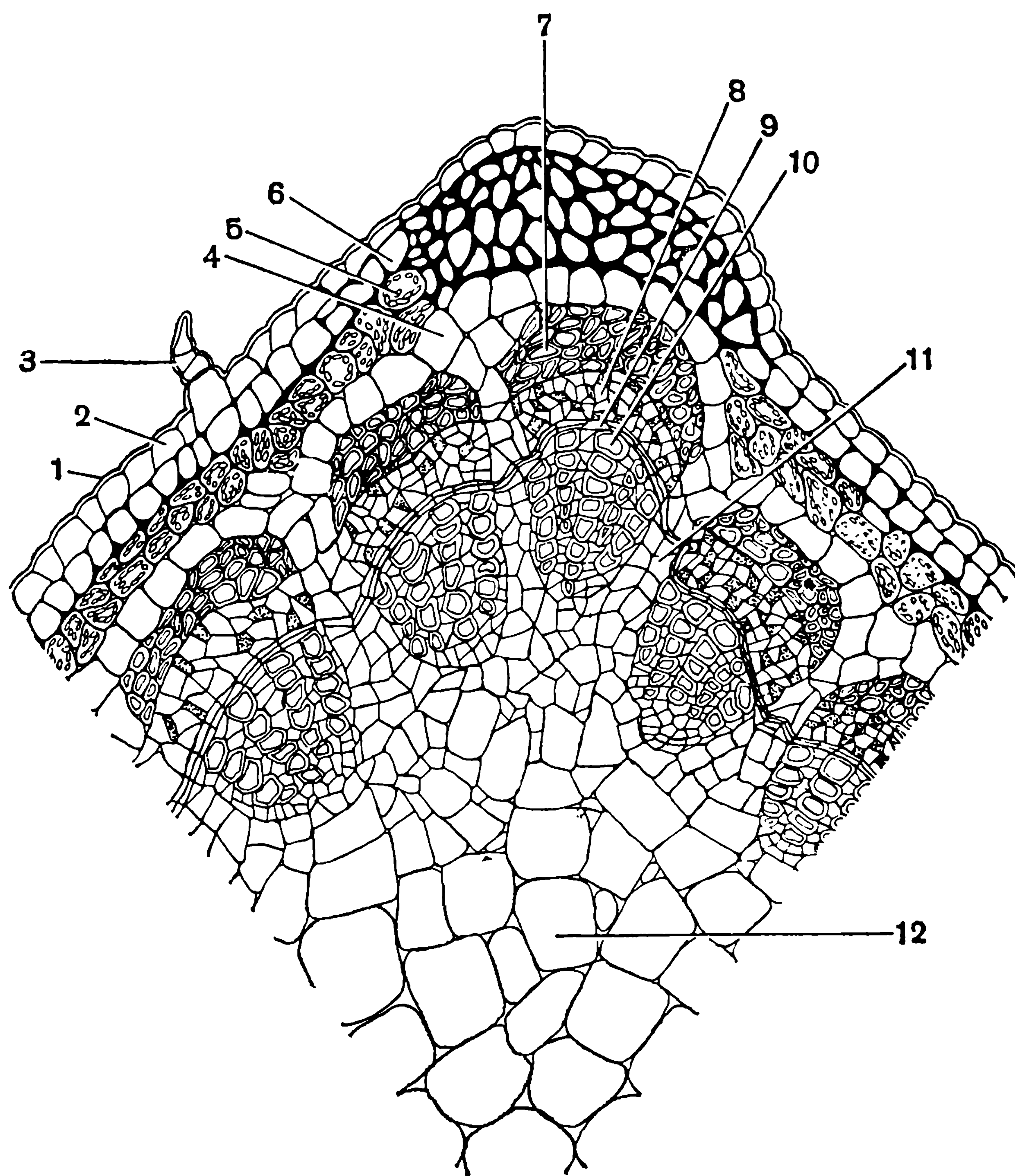


Рис. 327. Участок поперечного среза стебля травянистого двудольного растения — люцерны.

1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — волосок; 4 — эндодерма; 5 — паренхима; 6 — механическая ткань; 7 — толстостенный перицикл; 8 — флоэма; 9 — камбий; 10 — ксилема; 11 — сердцевинный луч; 12 — сердцевина.

Ткани травянистых стеблей расположены вокруг пучков ксилемы и флоэмы, однако детали строения различны в двух основных группах покрытосеменных, или цветковых, растений (*Angiospermae*): *двудольных* (*Dicotyledoneae*) и *однодольных* (*Monocotyledoneae*). В стебле двудольных, например подсолнечника или клевера, пучки ксилемы и флоэмы располагаются по кругу таким образом, что стебель делится на 3 концентрические зоны — *наружную кору*, *сосудистые пучки* и центральную *серцевину*, состоящую из бесцветных паренхимных клеток, являющихся депо запасных веществ (рис. 327).

Каждый сосудистый пучок состоит из наружной группы клеток флоэмы и внутренней группы клеток ксилемы, разделенных слоем меристематической ткани — *камбия* (рис. 327). В результате непрерывной митотической ак-

тивности камбий образует снаружи новые клетки флоэмы, а внутрь — новые клетки ксилемы. Снаружи к флоэме примыкает *перицикл* — слой толстостенных механических клеток.

Между сосудистыми пучками расположены *серцевинные лучи* — группы клеток, тянущиеся радиально от сосудистой ткани к сердцевине и к коре и служащие для передвижения веществ из ксилемы и флоэмы к этим более внутренней и более наружной тканям.

Кора состоит из *эндодермы* — внутреннего слоя толстостенных клеток, непосредственно примыкающих к перициклу, за которыми расположен рыхлый слой тонкостенных *паренхимных* клеток, и наконец, слой толстостенных *колленхимных* клеток, выполняющих механические функции. Непосредственно к колленхиме примыкает самый наружный слой клеток стеб-

Поперечный разрез

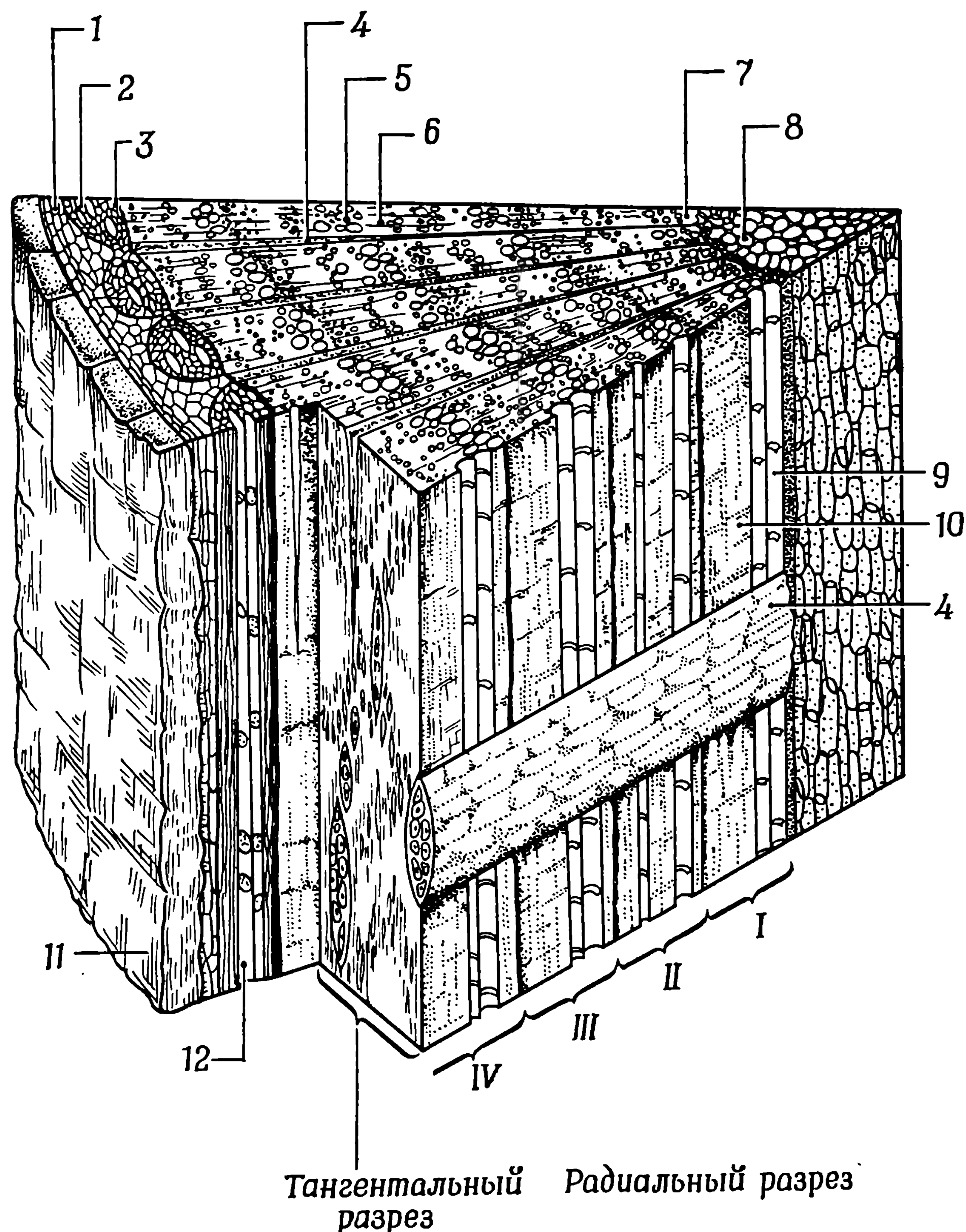


Рис. 328. Схема строения 4-летнего деревянистого стебля.

Показаны поперечный, радиальный и тангентальный разрезы и годовые кольца вторичной ксилемы (I—IV). 1 — кора; 2 — флоэма; 3 — камбий; 4 — сердцевинные лучи; 5 — весенняя древесина; 6 — летняя древесина; 7 — первичная ксилема; 8 — сердцевина; 9 — сосуд; 10 — одревесневшие волокна; 11 — «кора»; 12 — ситовидная трубка.

ля — эпидермис. Наружные стенки клеток эпидермиса утолщены и содержат кутины.

Стебли деревянистых растений в течение первого года жизни сходны по строению со стеблями травянистых. Однако к концу первого вегетационного периода в сердцевинных лучах возникает дополнительный камбий, так что в конечном счете он образует сплошное кольцо, проходящее как между сосудистыми пучками, так и внутри них. В течение каждого последующего года камбий продуцирует добавочные слои ксилемы и флоэмы; эта флоэма замещает первичную флоэму и образует непосредственно снаружи от камбия тонкий непрерывный футляр из проводящей питательные вещества ткани, а ежегодные отложения ксилемы образуют годовые кольца (рис. 328). Границы между ними заметны на глаз, так как сосуды ксилемы, возникающие весной, шире и ка-

жутся более светлыми, чем сосуды, появляющиеся осенью. Растительный сок поднимается к листьям только по самым молодым, наружным сосудам ксилемы, образующим заболонь; внутренние слои мертвых твердых ксилемных клеток и волокон, образующие ядровую древесину, повышают прочность стебля, с тем чтобы он мог выдержать увеличивающуюся по мере роста дерева тяжесть листвы.

Ширина годовых колец варьирует в зависимости от климатических условий, преобладавших в период формирования данного кольца. Поэтому по кольцам старых деревьев можно установить, каким был климат в определенный период в прошлом — несколько лет или даже несколько тысяч лет назад.

Камбий играет также важную роль в заживлении ран у растений. Если наружные ткани стебля повреждаются, то камбий прорастает

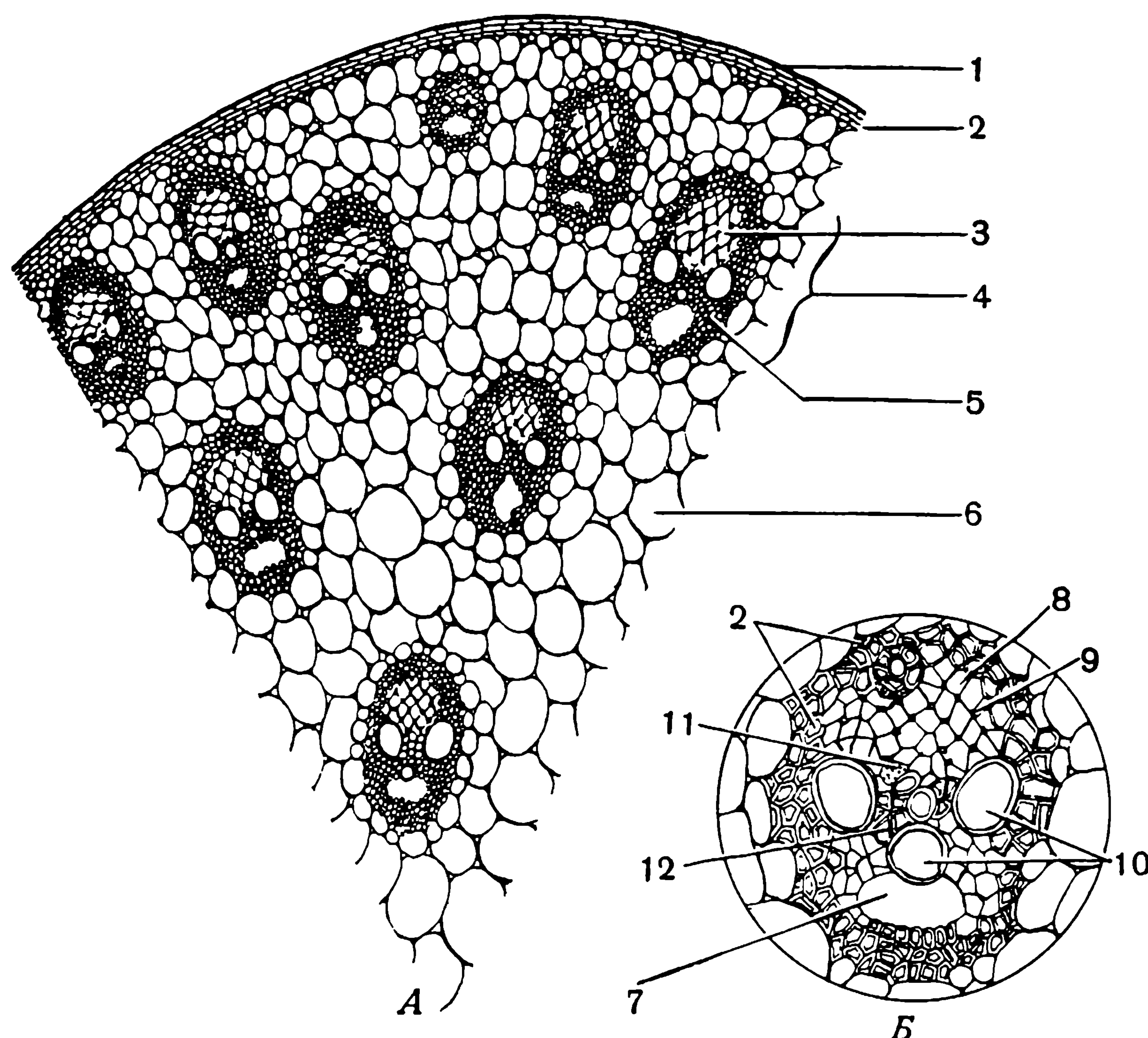


Рис. 329. Строение стебля однодольного растения — кукурузы.

А. Поперечный срез. Б. Увеличенное изображение сосудистого пучка. 1 — эпидермис; 2 — механическая ткань; 3 — флоэма; 4 — сосудистый пучок; 5 — ксилема; 6 — паренхима; 7 — межклетники; 8 — ситовидная трубка; 9 — клетка-спутник; 10 — сосуды; 11 — ситовидная пластинка; 12 — трахеиды.

в поврежденный участок и дифференцируется на новую ксилему, флоэму и камбий, причем каждая из этих тканей непрерывно продолжает соответствующий тип ткани в неповрежденной части растения. У большинства деревянистых растений некоторые клетки наружной коры становятся меристематическими и образуют *вторичный*, или *пробковый*, *камбий*. Эти наружные клетки пропитываются водонепроницаемыми воскоподобными веществами и в конце концов отмирают и опадают, отчасти — под действием ветра и дождя, а отчасти — под давлением растущих изнутри тканей.

В стебле однодольных, например у кукурузы, наружный эпидермис состоит из толстостенных клеток и пронизан устьицами, аналогичными устьицам листьев. Эпидермис и клетки коры, лежащие непосредственно под ним, становятся толстостенными, лигнифицируются и превращаются в механические ткани. Сосудистые пучки разбросаны по всему стеблю (рис. 329), а не расположены кольцом, как у двудольных. В наружной части стебля пучки мельче и более многочисленны. Каждый сосудистый пучок содержит ксилему и флоэму, но лишен камбия; обычно он заключен в оболочку из склеренхимных клеток, несущих опорную функцию. У некоторых однодольных, например у пшеницы и бамбука, паренхимные клетки

в центре стебля разрушаются, в результате чего образуется центральная сердцевинная полость.

Эпидермис молодых деревянистых побегов имеет, подобно листьям, устьица, через которые происходит газообмен. Позднее некоторые клетки пробкового камбия многократно делятся и дают массу клеток, которые разрывают эпидермис, образуя вздутия — *чечевички*. Межклетники этих участков с рыхло расположенными тонкостенными клетками соединены с межклетниками тканей, что облегчает диффузию газа в стебель и из него. Чечевички имеют вид слегка выступающих над поверхностью стебля точек или полосок (рис. 330).

Место на стебле, где возникает лист или почка, называется *узлом*, а участок стебля между двумя узлами — *междоузлием* (рис. 330). В месте сочленения листа со стеблем обычно формируется почка, называемая *пазушной* в отличие от *верхушечной* (*терминальной*) почки, расположенной на верхушке стебля. Верхушечные почки продолжают рост главного стебля, пазушные почки дают начало ветвям. Почка состоит из ряда листовых зачатков, точки роста и (у деревянистых растений) кольца наружных защитных чешуй (рис. 330). У некоторых видов эти чешуи, представляющие собой видоизмененные листья, покрыты воскоподобным налетом или густо опушены, что повышает

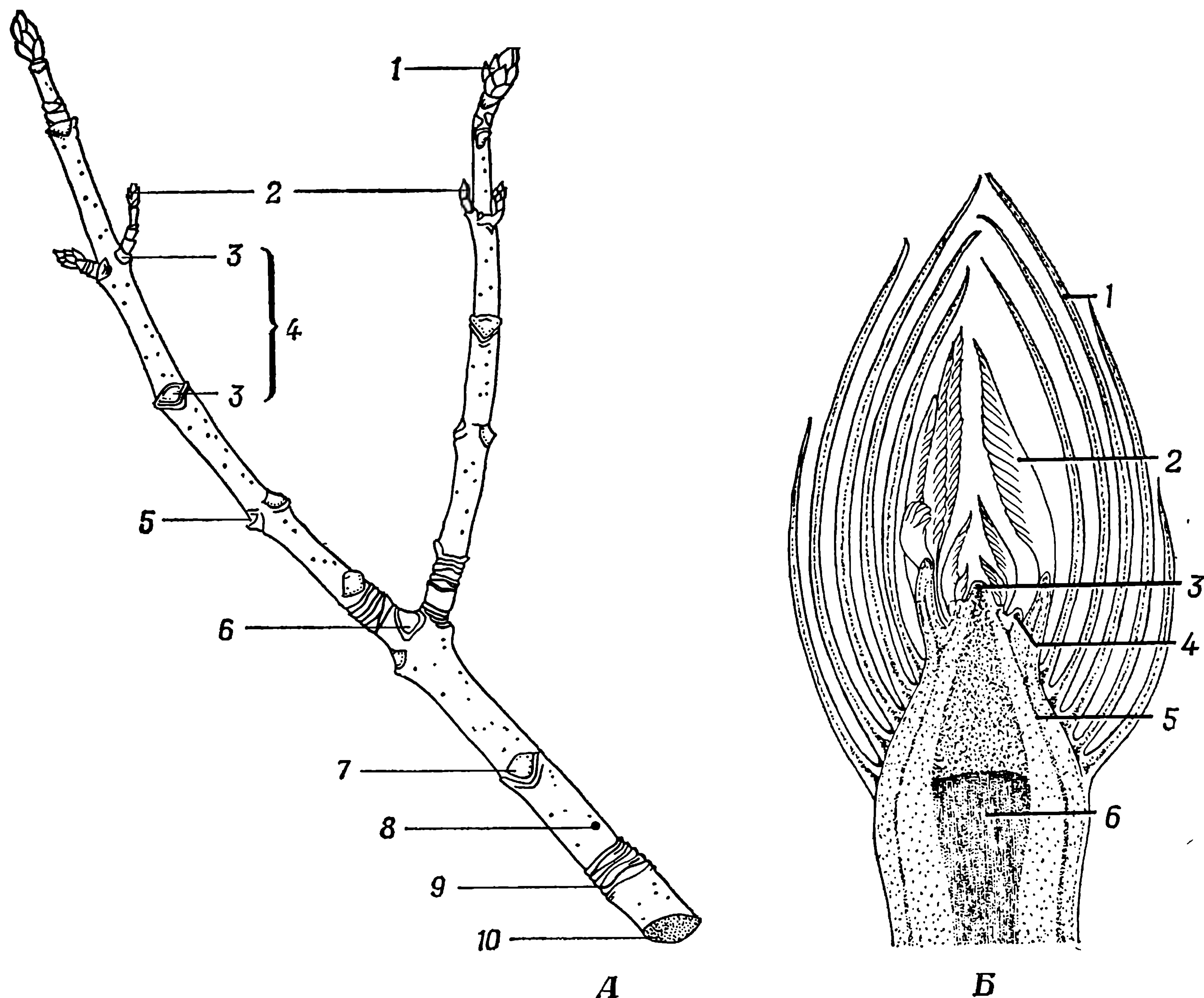


Рис. 330.

А. Побег конского каштана с почками и рубцами. 1 — верхушечная почка; 2 — пазушные почки; 3 — узел; 4 — междоузлие; 5 — листовый рубец; 6 — рубец от цветочной почки; 7 — след сосудистого пучка; 8 — чечевичка; 9 — рубец от верхушечной почки; 10 — годовичное кольцо. Б. Увеличенное изображение продольного среза через верхушечную почку побега пекана. 1 — почечная чешуя; 2 — молодой лист; 3 — верхушечная меристема; 4 — зачаток листа; 5 — прокамбий; 6 — основная меристема.

их защитные свойства. Одни листья внутри почки хорошо развиты, и можно различить их конечную форму, другие представляют собой бесформенные рудименты.

Весной, после начала роста верхушечной почки, кроющие чешуи раздвигаются и опадают, оставляя кольцо рубцов (рис. 330). Эти рубцы, отмечающие положение конца стебля при завершении периода роста, остаются заметными в течение многих лет. Таким образом, подсчитывая число рубцов от верхушечных почек, можно определить возраст ветви.

Общий вид дерева или кустарника определяется положением и распределением верхушечных и пазушных почек и их сравнительной активностью. У деревьев с сильной верхушечной почкой, например у кедра или тополя, побеги, образованные верхушечной почкой, значительно мощнее, чем пазушные побеги; в ре-

зультате возникает единственный прямой главный ствол. Растения с сильными пазушными почками отличаются горизонтальным расположением ветвей и раскидистой формой. На общий вид дерева оказывают также влияние направление и сила преобладающего ветра и наличие поблизости других деревьев.

Помимо верхушечной и пазушных почек, чечевичек и почечных рубцов, на поверхности побега можно различить и другие образования. К ним относятся *листовые рубцы* (рис. 330), остающиеся после опадения листа от черешка, и *плодовые рубцы*, возникающие после опадения плода.

Лист представляет собой орган, специально приспособленный для осуществления фотосинтеза. Детали его строения были описаны ранее (разд. 46). По черешку листа пучки ксилемы и флоэмы проходят из стебля в листовую пла-

стинку, где могут многократно ветвиться, образуя сеть жилок. Сосуды и трахеиды ксилемы расположены у верхней стороны каждой жилки, а ситовидные трубки флоэмы — у нижней.

234. ТРАНСПИРАЦИЯ

Листья, находясь на воздухе, теряют влагу путем испарения, за исключением тех периодов, когда воздух насыщен водяными парами. Солнечное тепло вызывает испарение воды с поверхности клеток мезофилла, и образующийся водяной пар диффундирует из листа через устьица. Такого рода потеря воды, называемая *транспирацией*, может иметь место во всех органах растения, выставленных на воздух, однако в основном она осуществляется листьями. В ночное время транспирация очень незначительна, так как устьица обычно закрыты и испарение воды с поверхности клеток мезофилла замедлено вследствие более низкой температуры. Устьица часто бывают также закрыты во второй половине жаркого солнечного дня. Это значительно уменьшает транспирацию и позволяет растению сберегать воду. При достаточном снабжении растения водой устьица остаются открытыми и растения за счет транспирации выделяют поразительное количество влаги. В процессе фотосинтеза используется лишь незначительная часть (1—2%) поглощенной корнями воды. Остальная влага проходит через устьица в виде водяного пара в процессе транспирации. Если же растение получает от корней недостаточно воды, то замыкающие клетки устьиц теряют тургор и устьица закрываются, сохраняя воду.

Многочисленные мелкие отверстия устьиц служат чрезвычайно эффективным путем для диффузии водяного пара, кислорода и CO_2 . Хотя общая площадь этих пор составляет всего лишь 1—3% всей поверхности листовой пластинки, интенсивность диффузии через устьица только на 25—50% ниже, чем через открытую поверхность, равную поверхности листа. На солнце растение за 1 ч транспирирует в среднем около 50 см^3 воды на 1 м^2 листовой поверхности. Растение кукурузы потребляет в среднем более 200 л воды в течение вегетационного периода; это же количество воды дерево средних размеров транспирирует всего за 1 день. Количество транспирируемой воды сильно варьирует у разных растений; подсчитано, например, что 1 га кукурузы транспирирует 3 500 000 л воды за вегетационный период, а 1 га зрелого кленового леса — примерно вдвое больше, тогда как кактусы в Аризонской пустыне расходуют не более 2750 л воды на 1 га в течение це-

лого года. Количество воды, испаряемое листьями деревьев в лесу, в значительной мере зависит также от осадков, влажности и температуры в данной области.

Транспирация облегчает передвижение воды вверх по стеблю, способствует концентрированию в листьях разбавленных растворов минеральных солей, поглощаемых корнями и необходимых для синтеза новых клеточных компонентов, а также вызывает охлаждение листьев подобно тому, как это происходит у животных при испарении пота. Хотя лист поглощает около 75% падающего на него солнечного света, только около 3% поглощенного света используется в процессе фотосинтеза. Остальная часть световой энергии превращается в тепловую и должна быть удалена во избежание гибели тканей листа. Часть этого тепла затрачивается на испарение воды (на превращение 1 л воды в водяной пар расходуется 540 ккал), а часть удаляется путем излучения и конвекции.

В результате испарения воды с поверхности клеток мезофилла концентрация растворенных в клеточном соке веществ возрастает и клетки становятся слегка гипертоничными; в них начинает поступать вода из соседних клеток с большим содержанием воды, а эти последние в свою очередь получают воду из трахеид и сосудов листовых жилок. Таким образом, при транспирации вода за счет чисто физического процесса осмоса проникает из сосудов ксилемы жилок через промежуточные клетки в клетки мезофилла, ближайšie к заполненным воздухом межклеточным пространствам листа, где и происходит ее испарение. Следовательно, вода непрерывно поступает из почвы в проводящую систему корня и поднимается по стеблю и черешку к жилкам листовой пластинки.

235. ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ

Еще много лет назад было экспериментально показано, что в стебле вода и соли, поглощаемые корнями, поднимаются главным образом по трахеидам и сосудам ксилемы, а сахара и другие органические вещества движутся в основном по ситовидным трубкам флоэмы. Если сделать по всей окружности стебля надрез, пересекающий флоэму и камбий, но не затрагивающий ксилему, листья долго будут сохранять тургор и оставаться в хорошем состоянии; следовательно, вода поступает в них через ксилему, поскольку флоэма полностью перерезана. Применяя специальный метод, можно перерезать ксилему, сохранив флоэму относительно неповрежденной; в этом случае листья почти тотчас же завядают и отмирают, т. е. и эти ре-

зультаты свидетельствуют о том, что вода поступает в листья главным образом по ксилеме. Хотя путь переноса воды давно известен, механизм этого процесса все еще остается не вполне ясным. Любая теория, чтобы считаться приемлемой, должна объяснять высокую скорость подачи воды, достигающую у некоторых растений 75—100 мл в 1 мин, а также тот факт, что вода поднимается до самых верхушек таких деревьев, как дугласова пихта и секвойя, достигающих высоты до 125 м. Чтобы поддерживать такой столб воды, необходимо давление более 12 атм; кроме того, требуется дополнительное давление, чтобы поднимать воду, преодолевая трение в узких каналах. По некоторым оценкам, давление, необходимое для подъема воды до вершины высокого дерева, может достигать 30 атм. Оно могло бы либо создаваться у основания растения и *толкать* воду вверх, либо создаваться у его верхушки и *подтягивать* воду; возможно и совместное действие обеих этих сил.

Корневое давление. Срезав стебель у хорошо политого растения томата, можно видеть, как из пенька некоторое время будет вытекать сок. Если прикрепить к пеньку стеклянную трубку и достаточно плотно обвязать место соединения, то сок может подняться в трубке на высоту 1 м или даже выше. Это говорит о том, что на границе корня и стебля существует положительное давление, называемое *корневым давлением* и создаваемое силами, действующими в корне. При обилии влаги в почве и высокой влажности воздуха, сводящей к минимуму потери воды за счет испарения с листьев, вода может под давлением выходить из концов листовых жилок, образуя капельки по краям листа (рис. 331). Это явление,

называемое *гуттацией*, также свидетельствует о том, что при определенных условиях сок ксилемы может находиться под давлением, создаваемым корнями.

Сок, находящийся в корнях, гипертоничен по отношению к почвенному раствору; возможно, что этим, по крайней мере отчасти, и обусловлено корневое давление. Передвижение воды из почвы через эпидермис, кору, эндодерму и перицикл корня в его ксилему и далее вверх по ксилеме в стебель и листья происходит «вниз» по градиенту концентрации и осуществляется — по крайней мере частично — путем простой диффузии. Если корни убить или лишить кислорода, корневое давление упадет до нуля; следовательно, это давление зависит от какого-то активного процесса, требующего затраты энергии. Многие физиологи растений пришли к выводу, что клетки корневой эндодермы активно секретируют воду внутрь, в сторону центрального цилиндра, и что именно этим в значительной части обусловлено корневое давление.

При первых измерениях корневого давления были получены низкие величины, однако позже, когда были разработаны методы, позволявшие производить перерезку стебля и «герметически» присоединять к нему прибор, не повреждая ткани, было показано, что корневое давление может достигать 6—10 атм и более даже у томата, в опытах с которым вода поднимается в трубке менее чем на 1 м.

Весной, когда еще нет листьев, единственной силой, заставляющей сок подниматься по стеблю, может быть, вероятно, корневое давление. Попытки измерить корневое давление у хвойных не привели к успеху; возможно, что у этих растений оно вообще не возникает.

Рис. 331. Явление гуттации.

На краях листа земляники видны капли воды, выходящей из жилок под давлением.



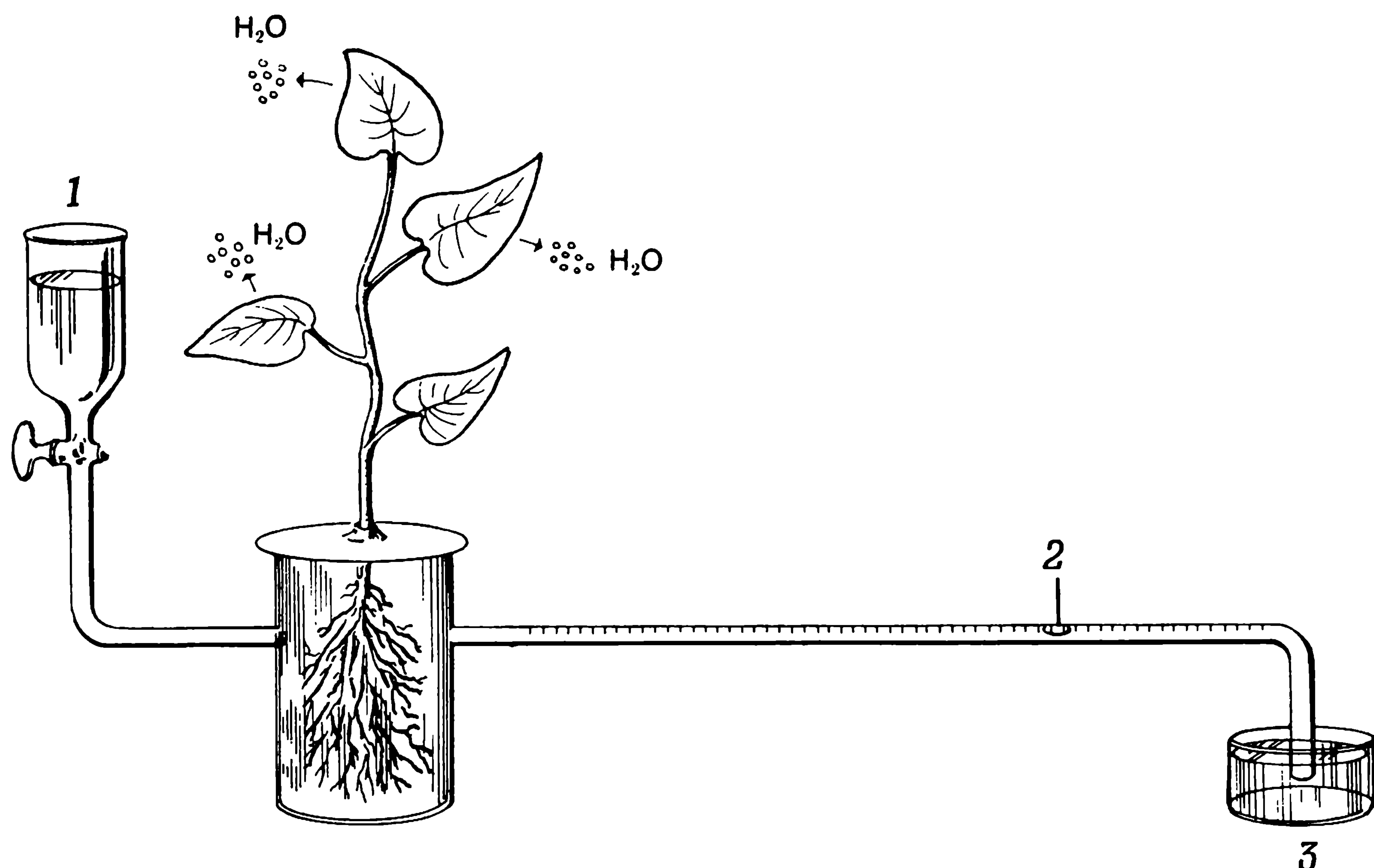


Рис. 332. Измерение интенсивности транспирации.

По мере того как вода переходит в листья и испаряется с них, пониженное давление присасывает воду из сосуда, находящегося справа (3). Интенсивность транспирации определяют по скорости перемещения пузырька воздуха (2) в трубке с делениями. Чтобы начать новое измерение, сосуд справа (3) вновь наполняют водой, открывая кран резервуара, расположенного слева (1).

Если бы корневое давление было у них главной силой, вызывающей поднятие сока, то следовало бы ожидать, что из проколотого сосуда ксилемы сок будет вытекать под давлением; однако после прокола такого сосуда, напротив, слышно шипение входящего внутрь воздуха. Возможно, что у некоторых растений при определенных условиях корневое давление действительно участвует в поднятии сока вверх по стеблю, но вряд ли его можно считать главным фактором, действующим у большинства растений большую часть времени.

Транспирация и теория сцепления. Другая сила, которая могла бы заставить воду подниматься по стеблю, — это «поднятие» сверху, а не подталкивание снизу. В листьях вода расходуется в результате транспирации и в процессе фотосинтеза, который, кроме того, приводит к образованию осмотически активных веществ; эти процессы поддерживают гипертоничность содержимого клеток листа по отношению к соку, находящемуся в жилках. Клетки листьев непрерывно оттягивают воду из верхних участков ксилемы листьев и стебля, в результате чего столб жидкости в каждом проводящем сосуде поднимается. На-

личие этой присасывающей силы можно продемонстрировать, соединив срезанный побег водонепроницаемым материалом с концом стеклянной трубки, другой конец которой погружен в сосуд с водой (рис. 332); вводя в трубку пузырек воздуха, можно судить по его перемещению о скорости движения воды.

Водяной столб в сосудах ксилемы, испытывая присасывающее давление сверху, находится в несколько растянутом состоянии; однако между молекулами воды, соединенными друг с другом водородными связями, существует сильное взаимное сцепление, и поэтому тонкие водяные тяжи в сосудах ксилемы проявляют большую прочность на разрыв. Таким образом, в верхней части водяного столба создается (главным образом в результате транспирации) натяжение, которое благодаря сцеплению молекул воды передается по всей длине стебля и корней и приводит к поднятию всего водяного столба. Мысль о том, что вода поднимается в растениях под действием присасывающей силы, возникающей в результате транспирации, впервые высказал Стивен Хейлс еще в начале XVIII века. Представление о роли сцепления молекул воды в ее поднятии по ксилеме было сформулировано

в 1894 году Диксоном и Джоли, которые предсказывали, что столб воды должен обладать большой прочностью на разрыв. В ряде экспериментов действительно были получены величины, значительно превышающие те 30 атм, которые необходимы для поднятия воды на вершину секвойи. Если взять пористую керамическую трубку, налить в нее воды и погрузить нижний конец в ртуть, то в результате испарения воды ртуть может подняться вверх до 100 см и более — значительно выше, чем она поднялась бы под действием барометрического давления (рис. 333). Для успешной демонстрации этого

явления воду следует сначала прокипятить, чтобы удалить из нее растворенные газы, из которых при растяжении столба воды могли бы образоваться пузырьки.

Исходя из теории сцепления следует ожидать, что в период интенсивной транспирации диаметр ствола дерева будет уменьшаться. Если столб воды в ксилеме испытывает растяжение, на стенки каждого из проводящих сосудов должна действовать сила, направленная внутрь. Совместного действия таких сил на все каналы активной зоны древесины было бы достаточно, чтобы вызвать заметное сжатие ствола

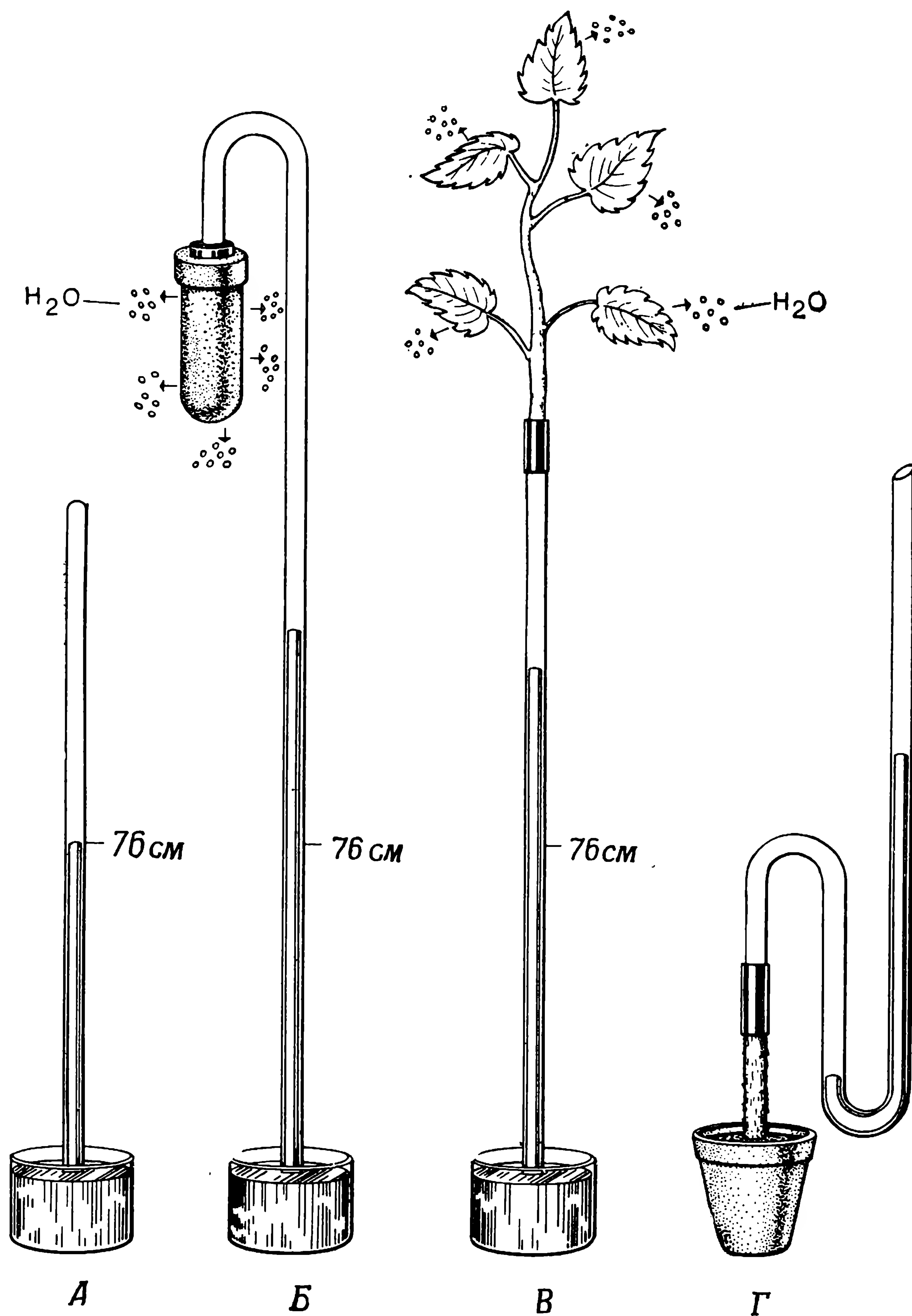


Рис. 333. Силы, вызывающие поднятие воды по стеблю.

А. Поднятие ртути под действием атмосферного давления (контроль). Б. Поднятие воды вверх в стеклянной трубке вследствие испарения ее через наконечник из пористой глины (модель транспирации). В. Поднятие воды по стеблю в результате испарения ее листьями (транспирации). Г. Способ измерения корневого давления.

во время активной транспирации. Подобный эффект был действительно обнаружен: толщина ствола сосны величественной (*Pinus radiata*) подвержена суточным колебаниям с минимумом вскоре после полудня, когда транспирация достигает максимума.

Гипотезу Диксона и Джоли подтверждают также эксперименты, в которых изучалось поглощение воды тропическими лианами. Некоторые из этих лиан поднимаются на стволы деревьев до высоты 50 м и более. Если перерезать стебель лианы около основания и опустить его в ведро с водой, растение начинает интенсивно поглощать воду. Быстрое поглощение воды наблюдается и в том случае, если заменить ведро герметически закрытым сосудом, хотя в сосуде при этом создается вакуум. В настоящее время теория сцепления пользуется широким признанием, так как позволяет объяснить поднятие воды у большинства растений почти при любых условиях. Неясным остается вопрос о механизме первоначального образования столба воды.

236. ПЕРЕНОС И ЗАПАСАНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

В ясный солнечный день количество питательных веществ, синтезируемых зеленым растением, может в 20 раз превышать его текущие потребности. Однако ночью и в зимние дни потребление питательных веществ превышает их синтез растением. Поэтому каждое растение накапливает в листьях, стеблях или корнях запасы питательных веществ, чтобы обеспечить себя ими на те периоды, когда фотосинтез невозможен. Листья служат временными хранилищами; они непригодны для длительного хранения питательных веществ, так как растения слишком легко и быстро теряют их. Для длительного хранения больших запасов питательных веществ у деревянистых многолетних растений служат стебли; другие растения используют с этой же целью мясистые подземные стебли. По-видимому, чаще всего запасают органами служат корни, поскольку, находясь в почве, они в известной мере защищены от изменений условий среды и от растительноядных животных.

Значительная часть образующейся за день глюкозы превращается в крахмал и сохраняется в листьях. В дальнейшем крахмал снова превращается в глюкозу, которая передвигается по флоэме к стеблю и корням. В корне глюкоза, пройдя через перикл и эндодерму, поступает в паренхиму коры, где она вновь превращается в крахмал и откладывается про запас.

Хотя по флоэме перетекает меньше жидкости, чем по ксилеме, и течет она медленнее, однако это передвижение достаточно значительно и скорость его может достигать 1000 см/ч.

Питательные вещества передвигаются по ситовидным трубкам флоэмы, и для этого необходима метаболическая активность ее клеток: процесс передвижения сильно замедляется при подавлении обмена под влиянием низких температур, недостатка кислорода или метаболических ядов. Растворенные сахара и аминокислоты движутся по флоэме как вверх, так и вниз; бывает даже, что два различных вещества транспортируются одновременно в противоположных направлениях. Вне флоэмы никакого переноса органических веществ не происходит или почти не происходит. Хотя в стволе крупного дерева функционирующих ситовидных трубок флоэмы не так много, разнообразные эксперименты показывают, что флоэма — единственная ткань, участвующая в переносе сахаров, и что она осуществляет этот перенос с поразительной эффективностью. Не все органические вещества синтезируются в листьях; например, нитраты, поглощаемые из почвы корнями, превращаются там же в аминокислоты и включаются в аминокислоты и другие азотистые соединения.

Переносимые флоэмой вещества проходят через живые, активные клетки, что резко отличается флоэме от ксилемы, в которой сок поднимается по пустым трубкам из мертвых клеточных стенок без цитоплазмы. Ситовидные трубки флоэмы содержат цитоплазму, и концы их клеток соединены друг с другом цитоплазматическими нитями, проходящими через мелкие поры в *ситовидных пластинках* — видоизмененных клеточных стенках.

Согласно одной из гипотез, вещества, прошедшие через ситовидную пластинку, подхватываются током цитоплазмы, который на одной стороне клетки направлен вверх, а на другой — вниз (рис. 334). Дойдя до противоположного конца клетки, транспортируемые вещества проходят сквозь пластинку в следующую клетку путем простой диффузии, облегченной диффузии или активного переноса. Таким образом, благодаря круговому движению цитоплазмы в последовательных клетках ситовидных трубок в сочетании с диффузией или активным переносом на границах этих клеток сахара и другие вещества могут перемещаться на большие расстояния. Эта гипотеза позволяет объяснить и одновременный перенос двух веществ в разных направлениях.

Согласно другой широко распространенной теории, вода с растворенными в ней веществами

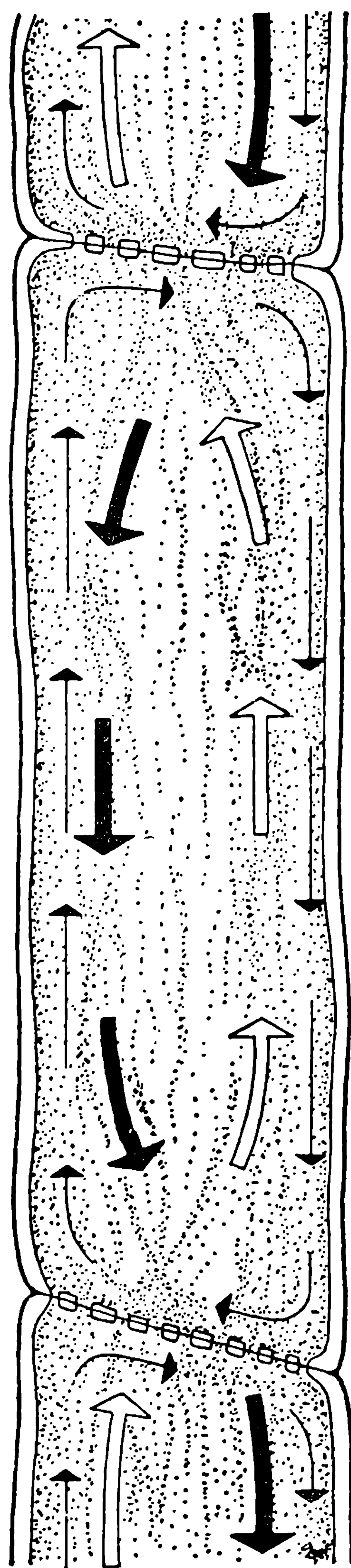
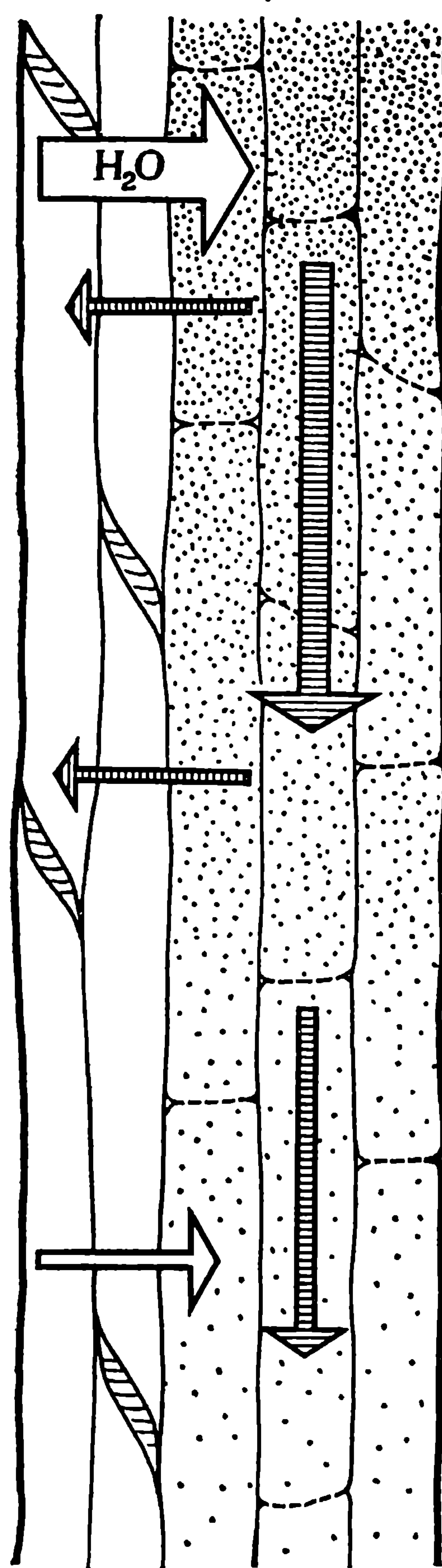


Рис. 334. Движение цитоплазмы (тонкие стрелки) в ситовидной трубке флоэмы, делающее возможным одновременный перенос двух различных веществ в противоположных направлениях (толстые черные и белые стрелки).

движется по трубкам флоэмы под напором — «вниз» по градиенту тургорного или осмотического давления. В листе клетки флоэмы содержат в высокой концентрации сахара и другие продукты фотосинтеза и поэтому всасывают воду из каналов ксилемы (рис. 335). Это ведет к повышению давления в клетках флоэмы и «выталкиванию» воды из одной клетки в другую вниз по ситовидной трубке. По мере передвижения жидкости вниз по стеблю и корню происходит удаление из нее сахаров, которые превращаются в резервный крахмал; крахмал нерастворим и не создает никакого осмотического эффекта. Удаление растворенных веществ

Высокая концентрация сахара



Ксилема Флоэма
Низкая концентрация сахара

Рис. 335. Схема, поясняющая теорию о передвижении сока по флоэме под действием градиента тургорного или осмотического давления.

понижает осмотическое давление в клетках флоэмы, вода выходит из них, и тургорное давление падает. Полагают, что именно различие в тургорном давлении приводит к интенсивному переносу содержимого ситовидных трубок в направлении понижающегося давления — из листьев, где происходит фотосинтез, в стебель и корни, где синтезированные вещества используются или откладываются про запас. Согласно этой теории, содержимое ситовидных трубок должно находиться под давлением, и эксперименты действительно подтверждают это. Когда какое-нибудь насекомое, питающееся соками растений, например тля, прокалывает

своим стилетом трубку флоэмы, сок перетекает к нему в рот сам собой. Если тело насекомого отделить от стилета, с тем чтобы он остался в трубке, то сахаристый сок будет выделяться через стилет наружу в течение нескольких дней. Некоторые ботаники считают эту теорию весьма убедительной, однако с ее помощью труднее объяснить одновременный перенос веществ в обоих направлениях. Кроме того, перенос, основанный на физических явлениях, не должен был бы существенно зависеть от интенсивности метаболизма в ситовидных трубках флоэмы, а между тем изменения в уровне обмена заметно влияют на передвижение органических веществ.

Эволюция проводящих систем ксилемы и флоэмы позволила сосудистым растениям приспособиться к наземному существованию и достигать большой высоты. Наземное растение с обширной поверхностью хлорофиллоносных тканей, обращенной к солнцу, отдает сухому воздуху много воды. Между тем вода необходима ему не только для фотосинтеза, но и для возмещения потерь влаги, обусловленных транспирацией. Строение ксилемы дает возможность доставлять поглощенную из почвы воду листьям. В свою очередь корни и стебли нуждаются в питательных веществах, чтобы оставаться живыми, закреплять растение в почве и удерживать листья в положении, в котором они получали бы достаточно солнечного света. Ситовидные трубки флоэмы транспортируют эти вещества из листьев в стебли и корни, а если нужно — и в обратном направлении.

237. ТРАНСПОРТНЫЕ СИСТЕМЫ ЖИВОТНЫХ

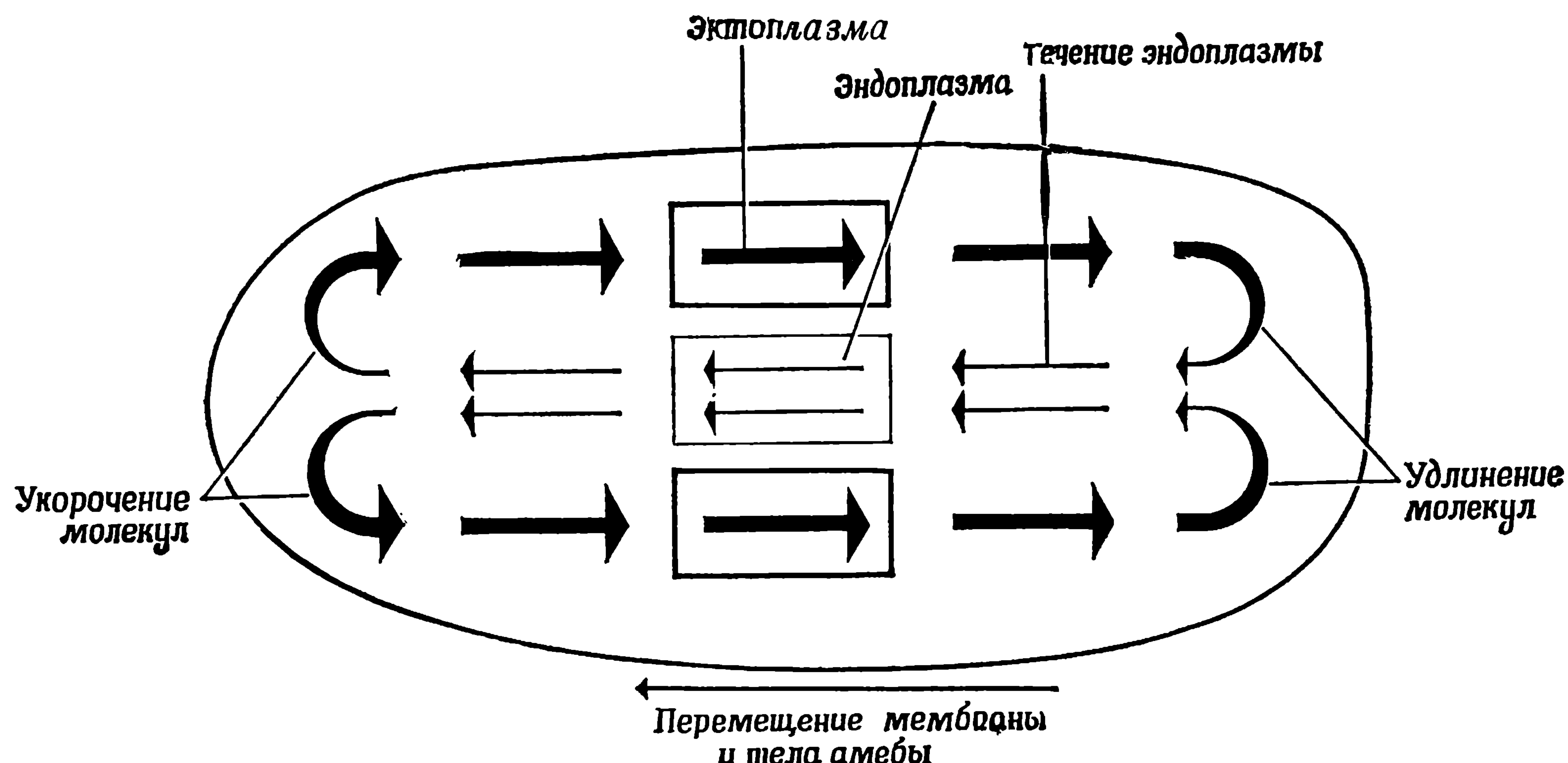
Метаболические процессы, протекающие во всех клетках тела, требуют непрерывного притока питательных веществ и кислорода и непрерывного удаления продуктов обмена. Все организмы тем или иным путем разрешили задачу переноса веществ из одной части тела в другую. У некоторых высших животных транспортная система, кроме того, служит для переноса гормонов из эндокринных желез в те органы, на которые они воздействуют, а также участвует в регуляции температуры тела. У простейших перенос веществ происходит путем диффузии молекул, перемещению которых обычно способствуют также движения цитоплазмы. При передвижении амебы цитоплазма перетекает из задней части клетки в переднюю, а у парамеции и других простейших, неспособных изменять форму своего тела, она совершает круговые движения и это обеспечивает перенос веществ внутри клетки (рис. 336). У сравнитель-

но простых многоклеточных животных (губки, кишечнополостные, планарии) перенос веществ из одной клетки в другую также происходит путем диффузии; у некоторых из них циркуляции веществ содействует передвижение жидкостей в полости тела, вызываемое сокращением мышечных элементов стенки тела или биением ресничек. Скорость диффузии прямо пропорциональна разности концентраций данного вещества в двух участках и обратно пропорциональна квадрату расстояния между ними. Из этого следует, что достаточное снабжение клеток кислородом и питательными веществами путем одной лишь диффузии возможно только при малых размерах тела. У крупных животных вещества должны переноситься на гораздо более значительные расстояния и перенос их путем диффузии происходил бы слишком медленно; у таких животных для снабжения клеток должна была выработаться какая-то специальная система внутреннего транспорта, или *циркуляционная система*. Необходимость в такой системе определяется не только абсолютными размерами тела, но также формой и активностью животного.

Самые простые из современных животных, обладающие специальной транспортной системой, — это немуртины. У них имеется один спинной и два боковых кровеносных сосуда, которые идут вдоль всего тела и соединены между собой поперечными сосудами. У дождевого червя и других кольчатых червей кровеносная система устроена сложнее: она состоит из спинного сосуда, по которому кровь течет от заднего конца тела к переднему, брюшного и субневрального сосудов, по которым она течет назад, и пяти пар пульсирующих трубок («сердеч»), расположенных в переднем конце тела и перегоняющих кровь из спинного сосуда в брюшной. В других сегментах тела имеется сеть тонких капилляров, соединяющих эти два сосуда и разветвляющихся в стенке тела и пищеварительном тракте. Крупный шаг вперед по сравнению с немуртинами состоит именно в появлении этих капиллярных сетей в стенке тела, кишке и секреторных отделах метанефридиев.

У более крупных и сложно организованных животных система кровообращения складывается обычно из *кровеносных сосудов*, наполняющей их *крови* и *сердца*, приводящего кровь в движение. Кровь состоит из жидкой *плазмы* и взвешенных в ней *кровяных клеток* одного или нескольких типов. В большинстве случаев переносимый кровью кислород не просто растворен в плазме, а соединен с тем или иным гемопротеедом. У человека, дождевого червя и многих промежу-

Рис. 336. Движение цитоплазмы у амебы.



точных форм таким гемопротеидом является *гемоглобин* — красный пигмент, состоящий из белка и присоединенного к нему железопорфирина. У позвоночных гемоглобин находится в красных кровяных клетках (эритроцитах), тогда как у многих беспозвоночных гемоглобин или иной пигмент растворен в плазме, а клеточные элементы крови, если они имеются, бесцветны. У краба дыхательным пигментом крови служит другой гемопротеид — сине-зеленый *гемоцианин*, который содержит не железо, а медь.

Кровеносную систему такого типа, как у кольчатых червей и позвоночных, называют *замкнутой*, так как циркулирующая кровь все время находится в сосудах (рис. 337). Напротив, у членистоногих и моллюсков кровеносная система *незамкнутая*: сосуды открываются в полость тела — *гемоцель*, и кровь, совершая полный оборот, проходит часть своего пути в этой полости. У членистоногих, например у омара, сердце и другие органы лежат непосредственно в гемоцеле и омываются кровью.

У кольчатых червей и позвоночных внутренние органы расположены в целоме и снабжаются кровью, протекающей через них по замкнутым сосудам. У членистоногих сердце в типичном случае представляет собой одну удлиненную мышечную трубку, лежащую вдоль средней линии ближе к спинной поверхности. У омара кровь поступает в сердце из *перикардального синуса*, составляющего часть гемоцеля, через отверстия, называемые *остиями*, и перекачивается в артерии, которые отходят от сердца вперед, вентрально и в стороны; разветвления этих артерий идут ко всем частям тела и от-

крываются в гемоцель. Из брюшной области гемоцеля кровь поступает в *периневральный синус*, отсюда по венам идет в жабры, где насыщается кислородом, а затем по другим венам возвращается в перикардальный синус. У разных животных детали строения кровеносной системы могут быть совершенно различными, но функция ее всегда состоит в снабжении тканей кислородом и питательными веществами и удалении продуктов обмена.

У большинства беспозвоночных сердце представляет собой простую мышечную трубку, нагнетающую кровь под очень малым давлением — всего лишь несколько миллиметров ртутного столба. В замкнутой кровеносной системе позвоночных требуется гораздо большее давление, порядка 100—200 мм рт. ст., чтобы проталкивать кровь через бесчисленное множество узких капилляров. В процессе эволюции это привело к созданию мощного мышечного органа с толстыми стенками. Особенно толстые мышечные стенки имеет у позвоночных главная камера сердца, называемая *желудочком*. Известное давление необходимо даже для того, чтобы растянуть эту камеру и наполнить ее кровью в период расслабления ее мышечных стенок (фаза *диастолы*). Давление крови в венах слишком мало для этого, и сердце позвоночного имеет вторую камеру — *предсердие*, стенки которого достаточно тонки, чтобы оно могло наполниться кровью под низким венозным давлением, и в то же время достаточно мощны, чтобы перегонять кровь в желудочек, полностью растягивая его. Среди беспозвоночных самое высокое давление крови (35—45 мм рт. ст.) создает сердце осьминога, которое также состоит из двух камер.

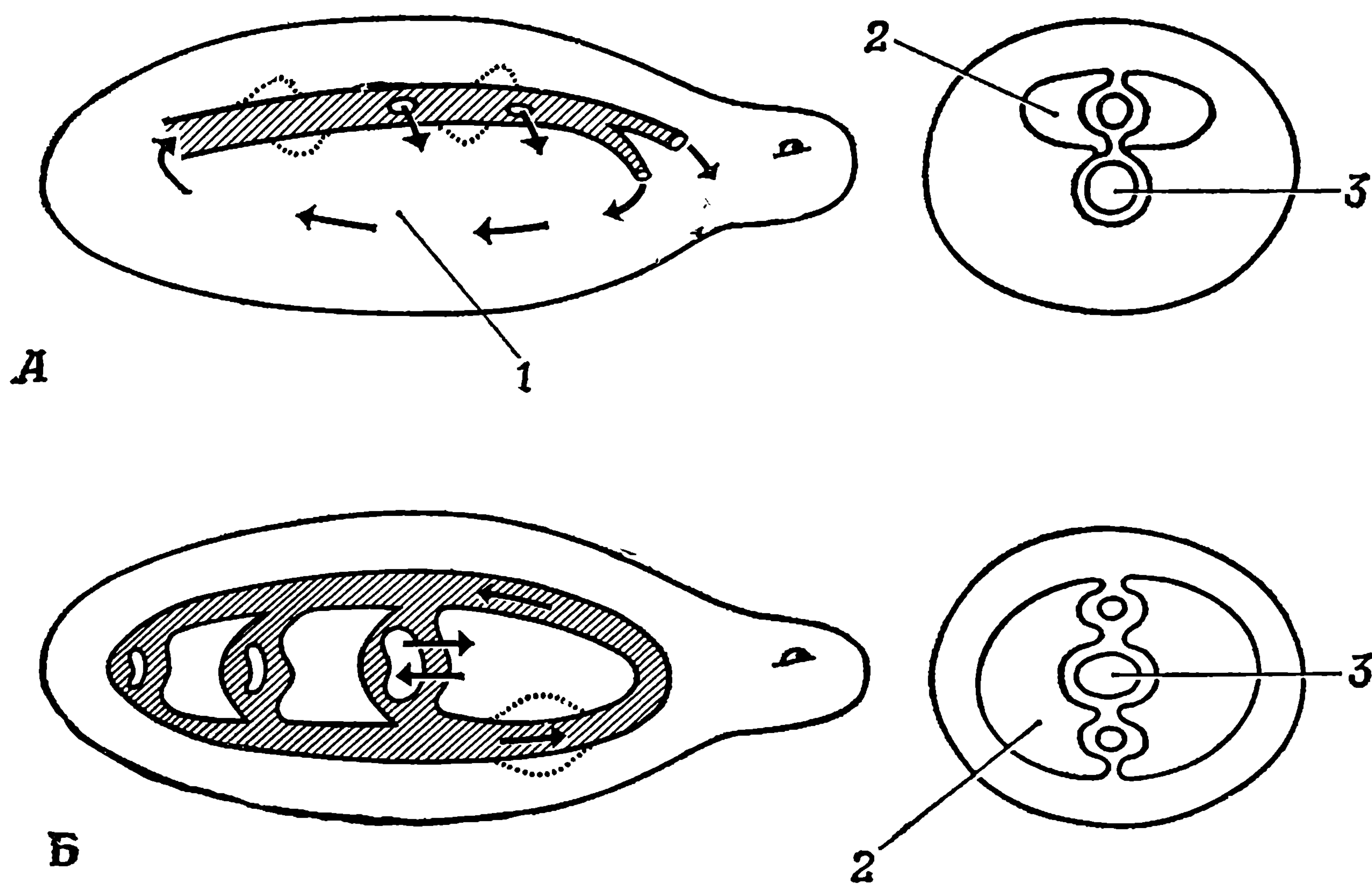


Рис. 337. Схемы незамкнутой (А) и замкнутой (Б) систем кровообращения.

1 — гемоцель; 2 — целом; 3 — кишка.

У позвоночных сердце лежит в особом отделе целома — в *полости перикарда*; перикард представляет собой тонкую и прочную соединительнотканную сумку, размеры которой позволяют сердцу изменять свой объем в различные фазы сердечного цикла.

У всех позвоночных — от рыб, лягушек и ящериц до птиц и человека — система кровообращения построена в основном одинаково; у всех этих животных имеется сердце, аорта, артерии, капилляры и вены, организованные по единому общему плану. Благодаря этому сходству можно, изучая акулу или лягушку, многое узнать о кровеносной системе человека. По *артериям* кровь течет от сердца к тканям тела, по *венам* — обратно к сердцу, а *капилляры* представляют собой мельчайшие тонкостенные сосуды, соединяющие артерии с венами и замыкающие таким образом круг кровообращения. Только у капилляров стенки достаточно тонки для того, чтобы через них мог происходить обмен газами, питательными веществами и продуктами метаболизма между кровью и тканями.

Главные эволюционные изменения в системе кровообращения у позвоночных связаны с переходом от жаберного дыхания к легочному. Благодаря этим изменениям головной мозг и мышцы снабжаются кровью, богатой кислородом. У рыб сердце состоит из четырех камер, расположенных одна за другой: *венозного синуса*, *предсердия*, *желудочка* и *артериального конуса* (рис. 338, А). Кровь из вен поступает в венозный синус, а из артериального конуса, выталкиваемая сердцем, идет через брюшную аорту к жабрам, где насыщается кислородом.

Затем она попадает в спинную аорту и распределяется по всему телу. У рыб при каждом «обходе» тела кровь проходит через сердце только один раз.

У той группы рыб, от которой произошли наземные позвоночные, сердце и система кровеносных сосудов претерпели ряд изменений, сохранившихся у современных амфибий (рис. 338, Б). В предсердии возникла продольная перегородка, разделившая этот отдел на правую и левую половины. Место впадения венозного синуса передвинулось, и он стал открываться только в правое предсердие. Вена, идущая от легких, впадала теперь в левое предсердие, тогда как легочные артерии отходили от сосудов, первоначально обслуживавших заднюю пару жабр.

Схема кровообращения у амфибий допускает некоторое смешивание аэрированной и неаэрированной крови в сердце. Кровь переходит из вен в венозный синус, затем в правое предсердие, в желудочек, в легочную артерию, легкие, легочные вены, левое предсердие, снова в желудочек и, наконец, к клеткам тела. В желудочке происходит некоторое перемешивание крови, и часть крови из венозного синуса может попасть вместо легочных артерий в аорту. Однако кровь из правого предсердия входит в желудочек раньше, чем из левого, и поэтому оказывается ближе к выходу. Когда желудочек сокращается, неаэрированная кровь из правого предсердия выходит из желудочка в первую очередь и поступает в артерии, отходящие от аорты, т. е. в легочные артерии. Аэрированная кровь из левого предсердия выходит из желу-

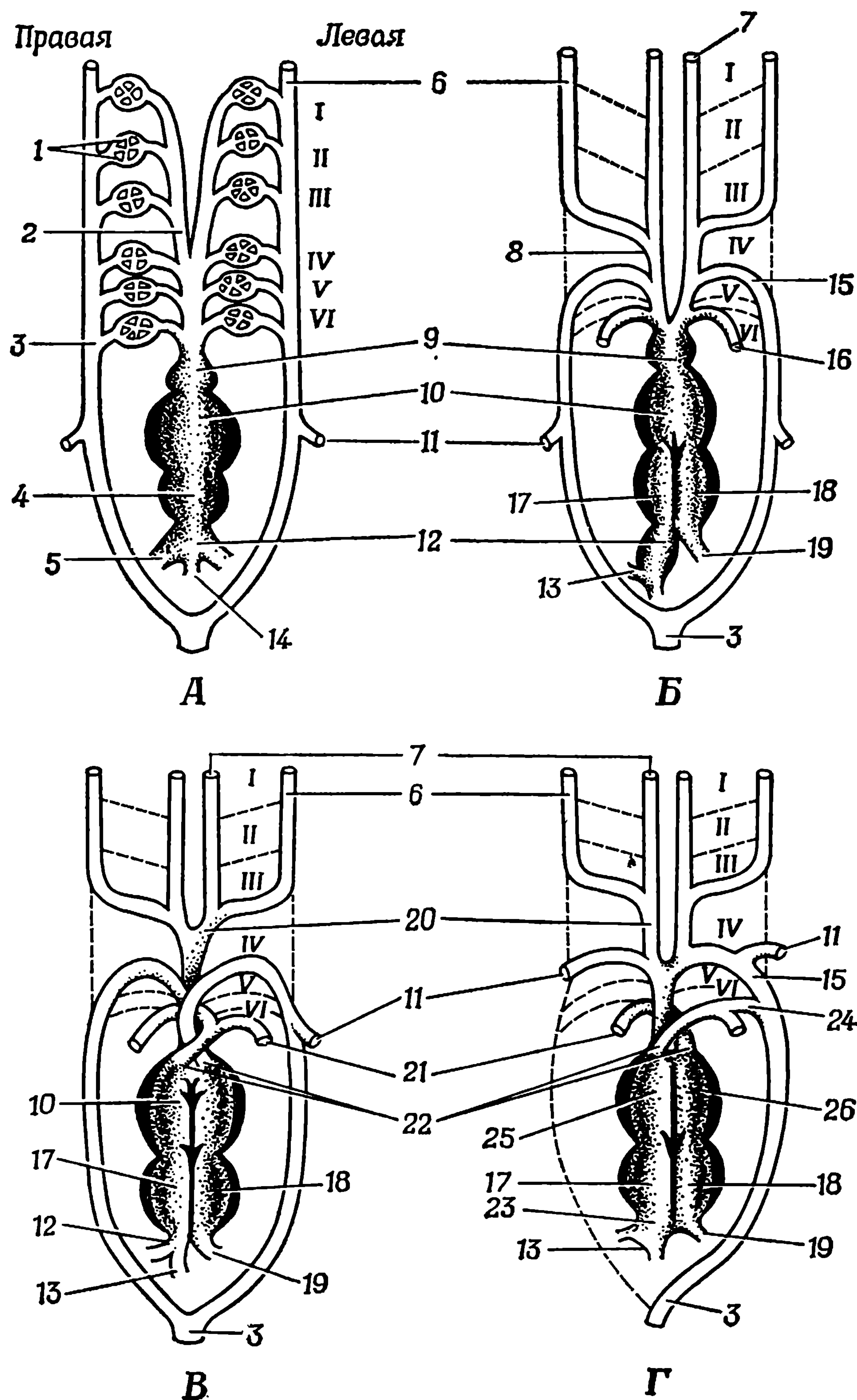


Рис. 338. Эволюция сердца и дуг аорты у позвоночных.

На схемах представлены сердце и главные артерии примитивной рыбы (А), лягушки (Б), рептилии (В) и млекопитающего (Г). Вид с брюшной стороны; трубка сердца выпрямлена, так что предсердия оказываются позади желудочков. Римскими цифрами обозначены дуги аорты у примитивной рыбы и их остатки у вышестоящих позвоночных.

1 — жаберные капилляры; 2 — брюшная аорта; 3 — спинная аорта; 4 — предсердие; 5 — кювьеров проток; 6 — внутренняя сонная артерия; 7 — наружная сонная артерия; 8 — сонная дуга; 9 — артериальный конус; 10 — желудочек; 11 — подключичная артерия; 12 — венозный синус; 13 — полая вена; 14 — печеночная вена; 15 — дуга аорты; 16 — кожно-легочная артерия; 17 — правое предсердие; 18 — левое предсердие; 19 — легочная вена; 20 — общая сонная артерия; 21 — легочная артерия; 22 — бывший артериальный конус; 23 — бывший венозный синус; 24 — артериальный проток (у зародыша); 25 — правый желудочек; 26 — левый желудочек.

дочка к концу его сокращения и не может войти в легочные артерии, уже наполненные другой кровью; поэтому она направляется через аорту к клеткам тела. Таким образом, каждый данный эритроцит за один цикл его прохождения по кровеносной системе может пройти через сердце один, два и даже большее число раз.

Эволюционный переход от амфибий к рептилиям сопровождался образованием в сердце еще двух перегородок: одна из них дошла до середины желудочка, другая разделила артериальный конус (рис. 338, В). У всех рептилий, за исключением крокодилов, перегородка между желудочками неполная; поэтому у них все еще происходит некоторое смешивание аэрированной и неаэрированной крови, хотя и не в такой степени, как у лягушки. Малые размеры венозного синуса уже предвещают его исчезновение у млекопитающих.

У птиц и млекопитающих (рис. 338, Г) произошло окончательное разделение правой и левой сторон сердца, так что насыщенная кислородом кровь из легких совершенно не смешивается с кровью, приходящей из остальных частей тела. Венозный синус перестал существовать как отдельная камера, но остаток его сохранился в виде *синусного узла*, расположенного в месте соединения полой вены с правым предсердием. Синусный узел возбуждает сокращения сердечной мышцы и регулирует их частоту. Полное отделение правой половины сердца от левой заставляет кровь при каждом «обходе» тела проходить через сердце *дважды*; поэтому кровь в аорте птиц и млекопитающих содержит больше кислорода, чем в аорте других позвоночных. Благодаря лучшему снабжению кислородом ткани тела у млекопитающих и птиц способны поддерживать более высокую интенсивность обмена, а это в свою очередь обуславливает их «теплокровность», т. е. способность сохранять даже в холодной среде постоянную высокую температуру тела.

238. СЕРДЦЕ КАК НАСОС

Сердце может выполнять роль насоса благодаря имеющимся в нем клапанам, которые автоматически закрываются и не дают крови течь в обратном направлении. Клапан между правым предсердием и правым желудочком, имеющий три кармана, или створки, называется *трехстворчатым*; клапан между левым предсердием и левым желудочком, имеющий только две створки, называется *двустворчатым* или *митральным* (рис. 339). Прочные сухожильные нити, прикрепленные к створкам этих двух клапанов и к стенкам желудочков, не дают им выворачиваться в сторону предсердий во время сокращения желудочков. У оснований легочной артерии и аорты, отходящих соответственно от правого и левого желудочков, находятся два *полулунных клапана*, названных так за свою форму; они открываются в сторону артерий. Когда кровь выходит из желудочков, карманы

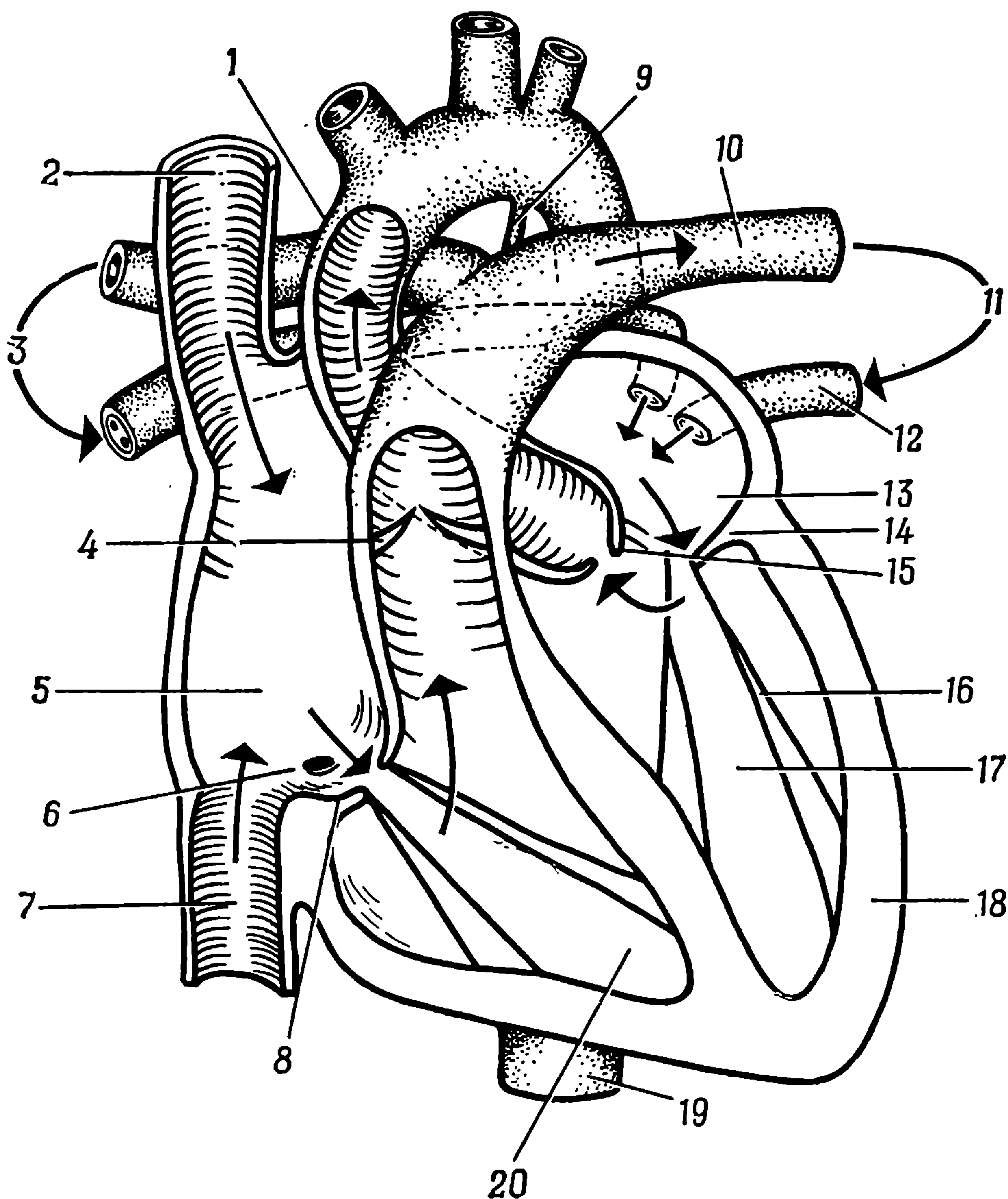


Рис. 339. Схема строения сердца у взрослого млекопитающего. Показаны камеры, клапаны и примыкающие сосуды. Путь крови указан стрелками.

1 — дуга аорты; 2 — верхняя полая вена; 3 — правое легкое; 4 — полулунный клапан; 5 — правое предсердие; 6 — венечная вена; 7 — нижняя полая вена; 8 — трехстворчатый клапан; 9 — остаток артериального протока; 10 — легочная артерия; 11 — левое легкое; 12 — легочная вена; 13 — левое предсердие; 14 — двустворчатый клапан; 15 — полулунный клапан; 16 — сухожильная нить; 17 — левый желудочек; 18 — сердечная мышца; 19 — аорта; 20 — правый желудочек.

этих клапанов прижимаются к стенкам и не оказывают никакого сопротивления. Но во время расслабления желудочков и наполнения их кровью из предсердий, когда давление в артериях выше, чем в желудочках, эти карманы наполняются кровью и выпячиваются в просвет легочной артерии или аорты, препятствуя проникновению крови обратно в сердце (рис. 340). В местах впадения крупных вен в предсердия клапанов нет, и поэтому при сокращении предсердий часть крови выжимается обратно в вены.

Камеры сердца сокращаются и расслабляются последовательно — сначала предсердия, а затем желудочки. Сокращение данной камеры называется ее *систолой*, а расслабление — *диастолой*. Мощная систола желудочков под большим давлением выталкивает кровь через отверстия полулунных клапанов в легочную артерию и аорту. Мышечные волокна в стенке желудочка расположены по спирали, и сокра-

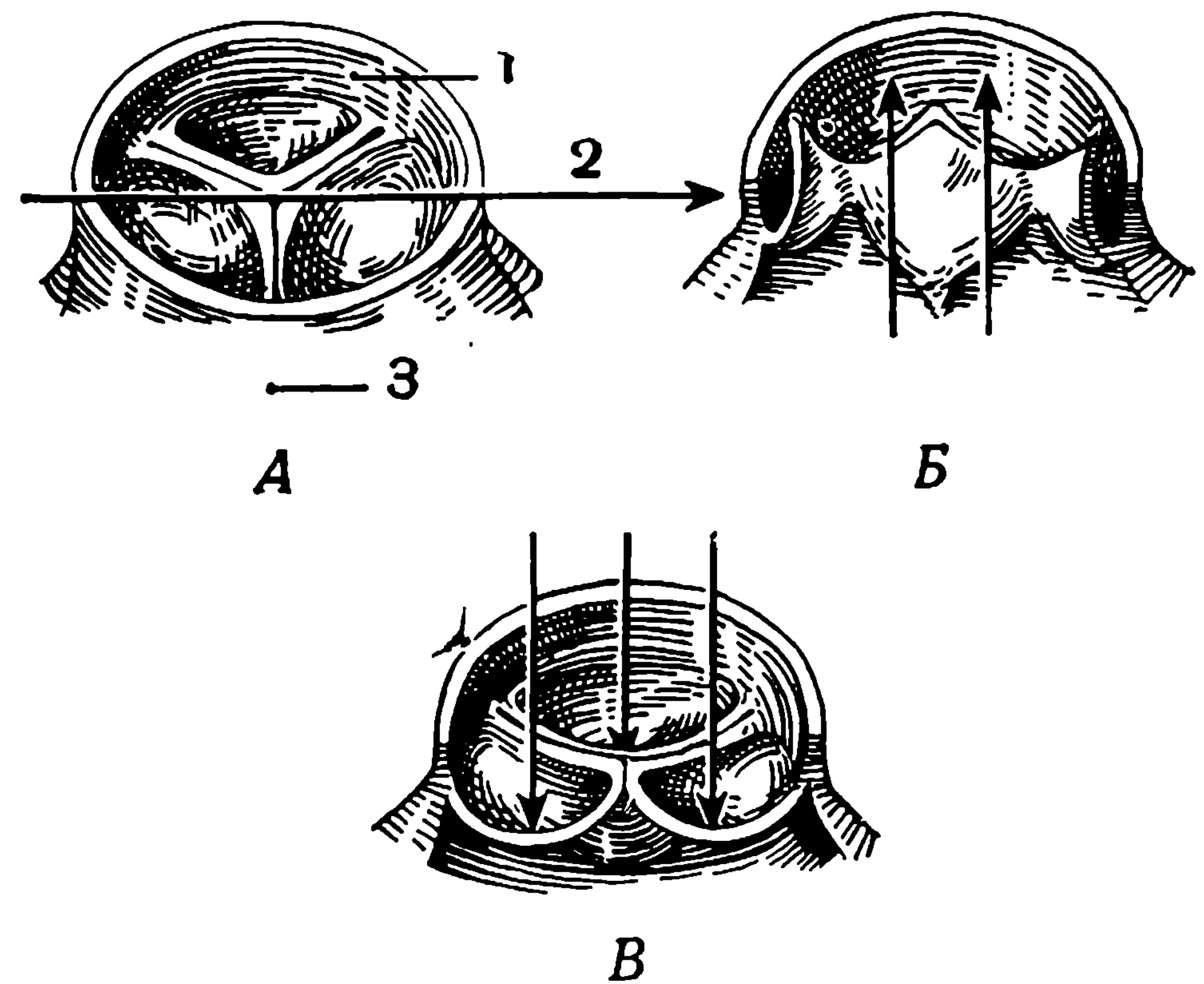


Рис. 340. Работа полулунного клапана.

А. Расположение трех створок полулунного клапана. Аорта перерезана чуть выше места ее прикрепления к желудочку, чтобы показать клапан. Б. Когда желудочек сокращается, выталкиваемая кровь (направление ее движения показано стрелками) раздвигает створки клапана и выходит в аорту. В. Когда желудочек расслабляется, кровь из аорты наполняет карманы створок (показано стрелками) и они закрывают просвет, препятствуя обратному току крови в сердце.

1 — аорта; 2 — разрез; 3 — левый желудочек.

щение их как бы «выжимает» кровь из его полости. Упругая «отдача», сопровождающая расслабление мышечных стенок, приводит к снижению давления внутри желудочков, и они наполняются кровью из предсердий.

Сердцу присуща способность к ритмическим сокращениям, которые начинаются на ранней стадии эмбрионального развития и непрерывно продолжаются в течение всей жизни организма. Если вырезать кусочек сердечной мышцы и поместить его в питательную среду, он продолжает сокращаться. Сердце человека, находящее-

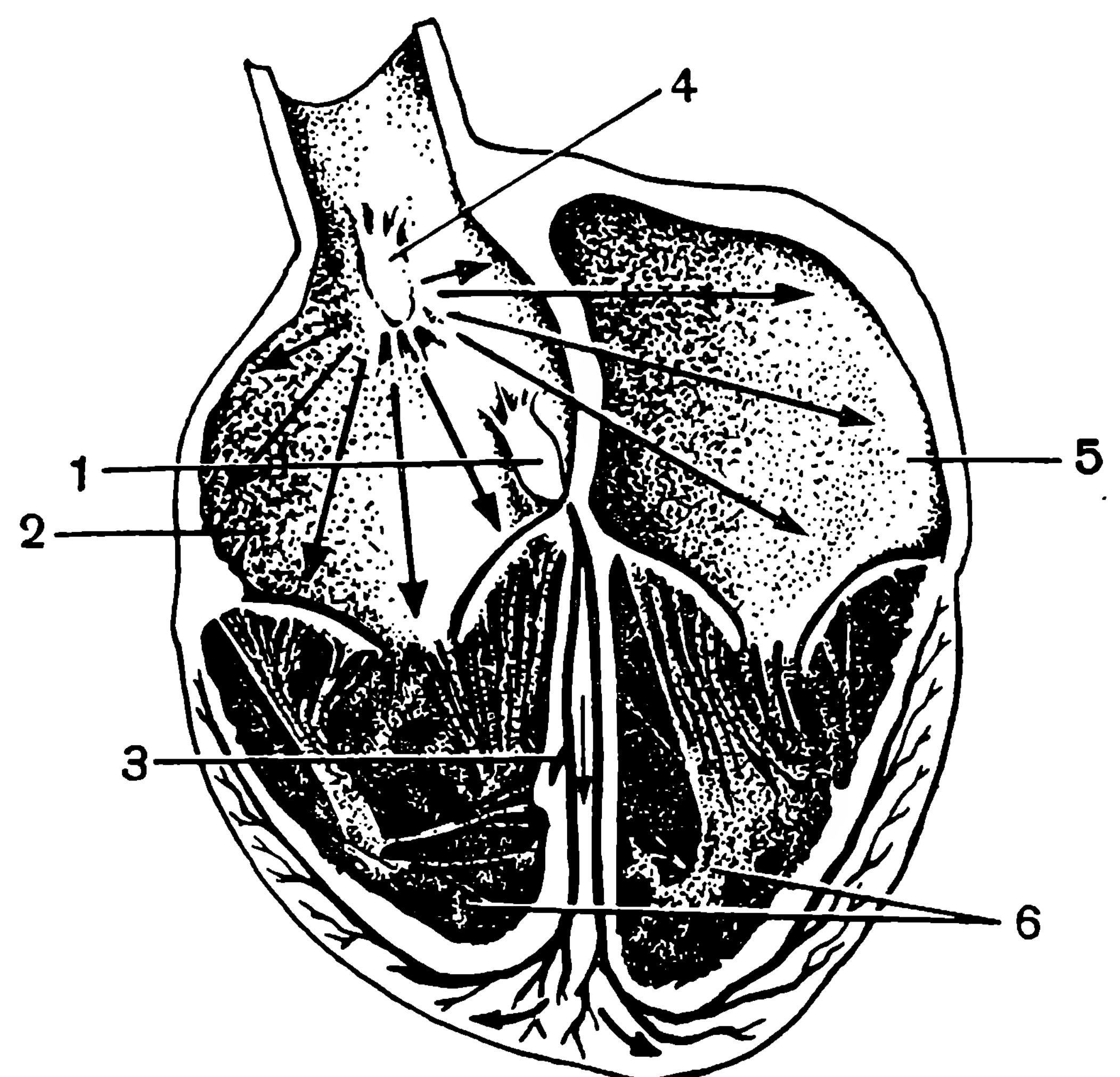


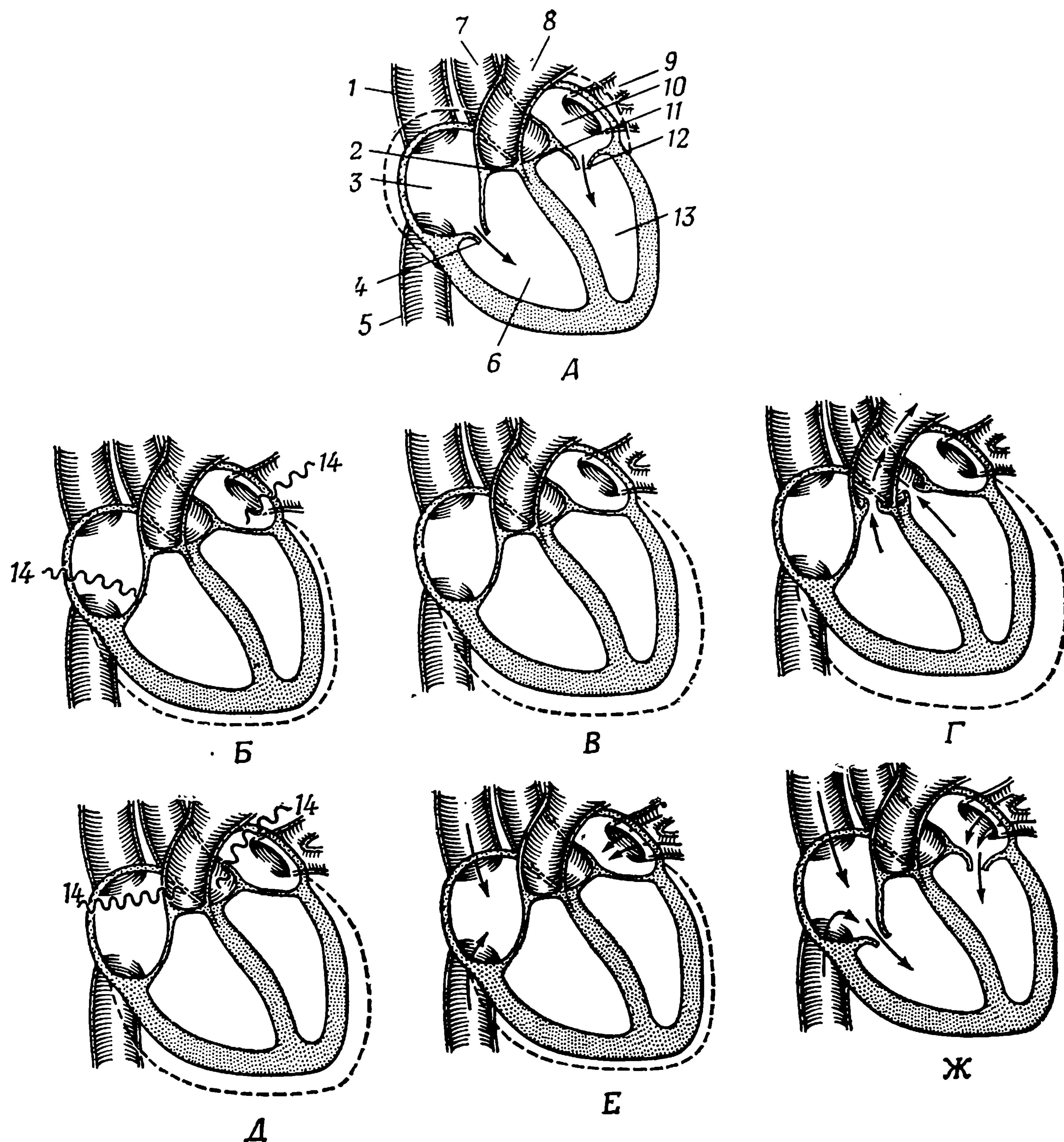
Рис. 341. Схема строения сердца.

1 — атриовентрикулярный узел; 2 — правое предсердие; 3 — атриовентрикулярный пучок; 4 — синусный узел; 5 — левое предсердие; 6 — желудочки. Стрелками указаны направления, по которым распространяются потенциалы действия.

Рис. 342. Сердечный цикл.

Стрелки показывают направление тока крови; пунктирными линиями показано изменение контуров сердца при его сокращении. А. Систола предсердий. Предсердия сокращаются, выталкивая кровь через открытые трехстворчатые и двустворчатые клапаны в желудочки. Полулунные клапаны закрыты. Б. Начало систолы желудочков. Желудочки начинают сокращаться, давление в них возрастает, трехстворчатый и двустворчатый клапаны закрываются, вызывая первый тон сердца. В. Период возрастающего давления. До тех пор пока давление в желудочках не станет равным давлению в артериях, полулунные клапаны остаются закрытыми и кровь не течет через них ни в желудочки, ни обратно из них. Г. Когда давление в желудочках становится выше давления в артериях, полулунные клапаны открываются и кровь устремляется в аорту и легочную артерию. Д. Начало диастолы желудочков. Когда давление в расслабляющихся желудочках падает ниже давления в артериях, полулунные клапаны захлопываются, вызывая второй тон сердца. Е. Период снижающегося давления. Желудочки продолжают расслабляться, и давление в них уменьшается. Трехстворчатый и двустворчатый клапаны остаются закрытыми, так как давление в желудочках пока еще выше, чем в предсердиях. Кровь течет из вен в расслабленные предсердия. Ж. Когда давление в желудочках падает ниже давления в предсердиях, трехстворчатый и двустворчатый клапаны открываются и кровь течет в желудочки.

1 — верхняя полая вена; 2 — полулунный клапан; 3 — правое предсердие; 4 — трехстворчатый клапан; 5 — нижняя полая вена; 6 — правый желудочек; 7 — аорта; 8 — легочная артерия; 9 — легочная вена; 10 — левое предсердие; 11 — полулунный клапан; 12 — двустворчатый клапан; 13 — левый желудочек; 14 — тон сердца.



гося в покое, перекачивает около 75 мл крови при каждом ударе, или около 5 л в 1 мин. Таким образом, за каждую минуту через сердце проходит количество крови, равное общему количеству ее в организме. В действительности часть крови, циркулирующая по более коротким путям, возвращается в сердце быстрее чем за 1 мин, а часть, проходящая более длинный путь, затрачивает на это больше времени. За 70 лет жизни человека сердце его сокращается около 2600 млн. раз и перекачивает примерно 155 млн. л крови. Во время физической работы как число ударов в минуту, так и количество крови, выбрасываемое при каждом ударе, сильно возрастают.

Сокращения сердца возбуждает и регулирует узловая ткань¹, которая состоит из специализи-

рованных волокон сердечной мышцы — так называемых *волокон Пуркинье* (рис. 341). Через регулярные промежутки времени в синусном узле возникает импульс, или потенциал действия, который распространяется по мышце предсердия и заставляет ее сокращаться; дойдя до *атриовентрикулярного* (предсердно-желудочкового) узла, он передается сразу всей мускулатуре желудочков по пучкам волокон Пуркинье. Эти волокна проводят импульсы почти в 10 раз быстрее, чем обычные волокна сердечной мышцы. Благодаря скорости проведения импульса узловой тканью все части желудочка сокращаются почти одновременно.

Последовательность событий, происходящих при каждом отдельном сокращении сердца, называют *сердечным циклом* (рис. 342). Каждый цикл начинается с возникновения импульса (потенциала действия) в синусном узле. Этот

¹ «Узловой тканью» (малоупотребительный у нас термин) автор называет ткань сердечных узлов и проводящего пучка. — Прим. ред.

импульс распространяется по предсердиям, заставляя их мышечную стенку сокращаться и нагнетать кровь в желудочки. К этому времени желудочки уже частично наполнены кровью, так как давление в них меньше, чем в предсердиях, и поэтому трехстворчатый и двустворчатый клапаны открыты. Через атриовентрикулярный узел импульс проходит медленнее, чем по другим участкам узловой ткани: его волокна очень тонкие и проводят возбуждение с очень малой скоростью. Это обуславливает короткую паузу (около 0,1 с) между концом систолы предсердий и началом систолы желудочков.

Возбуждаемые потенциалами действия, проходящими по пучкам волокон Пуркинье, мышечные стенки желудочков начинают сокращаться, и это ведет к быстрому нарастанию внутрижелудочкового давления. Двустворчатый и трехстворчатый клапаны тотчас же закрываются, производя звук, называемый *первым тоном сердца*. Давление в желудочке быстро растет, но до тех пор, пока оно не сравнялось с давлением в артериях, полулунные клапаны остаются закрытыми и кровь не течет ни в желудочки, ни из них. Когда внутрижелудочковое давление начинает превышать давление в артериях, полулунные клапаны открываются и кровь устремляется в легочную артерию и аорту. К концу сокращения желудочков кровь выталкивается медленнее и наконец останавливается. В начале диастол желудочков давление в них падает до тех пор, пока оно не будет ниже давления в артериях; тогда полулунные клапаны захлопываются, вызывая *второй тон сердца*.

После того как полулунные клапаны закрылись, мышечные стенки желудочков продолжают расслабляться и внутрижелудочковое давление продолжает падать. Когда оно становится ниже давления в предсердиях, трехстворчатый и двустворчатый клапаны открываются и кровь начинает течь из предсердий в желудочки. Это не связано с сокращением какой-либо части сердца — просто давление в расслабленных желудочках ниже, чем в предсердиях и венах. Желудочки могут наполниться до половины своего объема, прежде чем снова наступит систола предсердий и начнется новый сердечный цикл.

Каждое сокращение сердца в норме сопровождается двумя характерными звуками, или *тонами*. Первый звук — низкий, не очень громкий, но длительный — слышен во время закрытия трехстворчатого и двустворчатого клапанов. За ним быстро следует второй звук, который выше, громче и короче первого. Второй тон связан с захлопыванием полулунных клапанов

и отмечает конец желудочковой систолы. Кроме того, каждое сердечное сокращение сопровождается электрическими явлениями — *токами действия*; пользуясь подходящими электродами, эти токи удастся уловить даже на поверхности тела и записать при помощи *электрокардиографа*. Так как при нарушениях работы сердца токи действия изменяются (что можно видеть на электрокардиограмме), анализ их помогает выяснить характер и степень отклонений от нормы.

239. СИСТЕМА КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ

У человека и других позвоночных эта система состоит из артерий, вен и капилляров. Артерии и вены — это крупные сосуды, которые отличаются друг от друга направлением тока крови и строением стенок (рис. 343). *Артерии* несут кровь от сердца к тканям тела, а *вены* возвращают ее от тканей к сердцу. *Капилляры* представляют собой микроскопические сосуды, которые находятся в тканях и соединяют артерии с венами. Тонкие стенки капилляров состоят из одного слоя клеток — *эндотелия*, который служит продолжением эндотелиальной выстилки артерий с одной стороны и вен — с другой. Только через эндотелий капилляров различные вещества могут переходить из крови в ткани и обратно.

В стенках артерий имеется наружная соединительнотканная оболочка, средний слой, состоящий из гладких мышечных клеток, и внутренняя оболочка, образованная эндотелием и соединительной тканью (рис. 343). Наружная оболочка построена из прочной волокнистой ткани, благодаря которой артерия выдерживает внутреннее давление и вместе с тем может расширяться и сжиматься при каждом сокращении сердца. Гладкая мускулатура среднего слоя, сокращаясь или расслабляясь, уменьшает величину просвета (полости) артерии и тем самым регулирует количество крови, притекающей к данному органу (разд. 249). Помимо эндотелиальной выстилки, внутренняя оболочка большинства артерий содержит прочную *внутреннюю эластическую мембрану*, придающую стенкам добавочную прочность. Стенки вен состоят из тех же трех слоев, что и стенки артерий, но только более тонких. Наружная оболочка содержит меньше эластических волокон, а средний мышечный слой тоньше, чем соответствующий слой в стенке артерии того же диаметра; большинство вен не имеет внутренней эластической мембраны. Вены в отличие от артерий во многих местах снабжены клапанами, препятствующими обратному току крови.

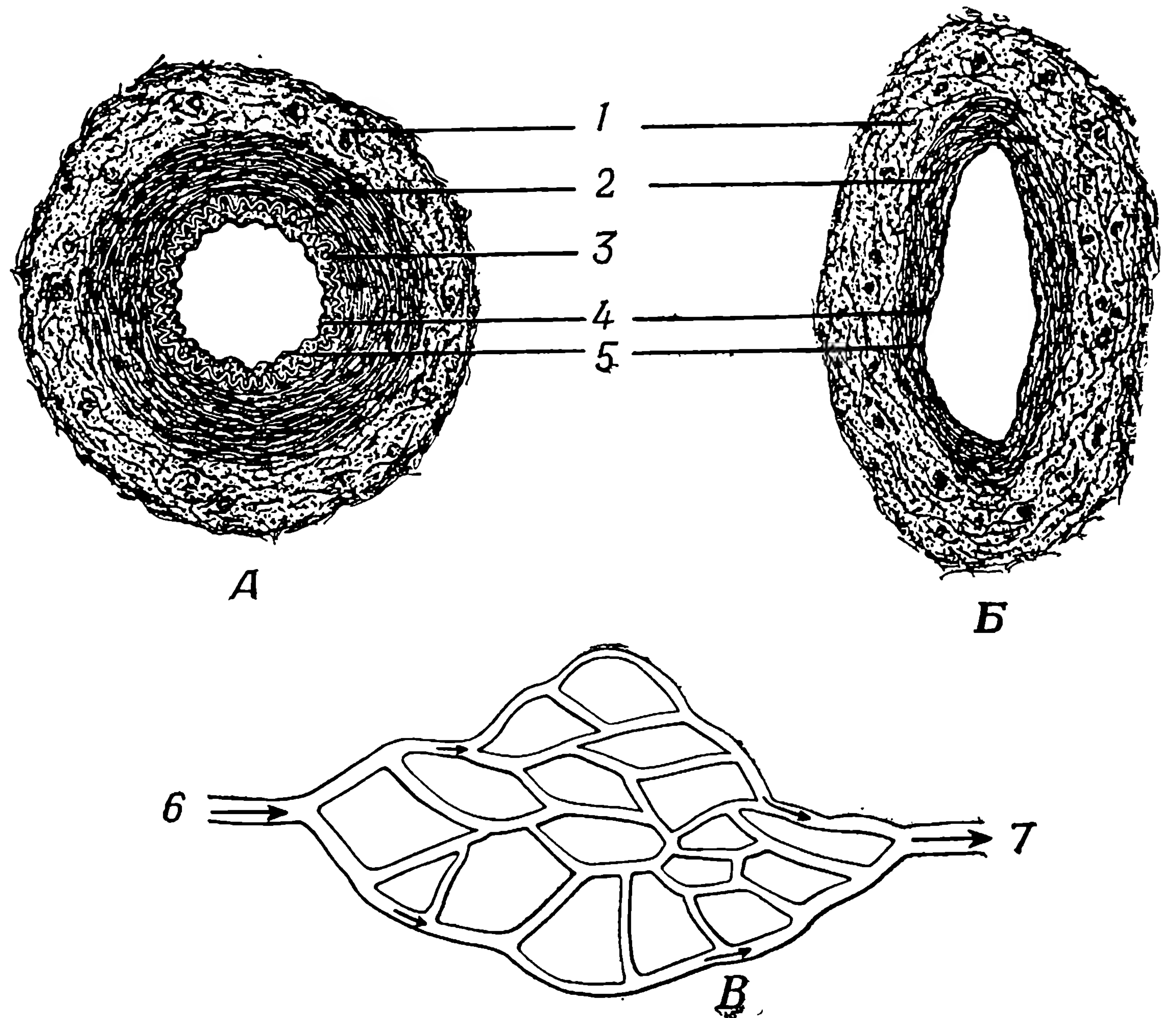


Рис. 343. Сравнение строения артерий и вен. А. Поперечный разрез артерии. Б. Поперечный разрез вены. В. Схема капиллярной сети (при значительно большем увеличении). 1 — наружный слой; 2 — средний слой; 3 — внутренняя эластическая оболочка; 4 — внутренняя оболочка; 5 — эндотелий; 6 — артериола; 7 — венула.

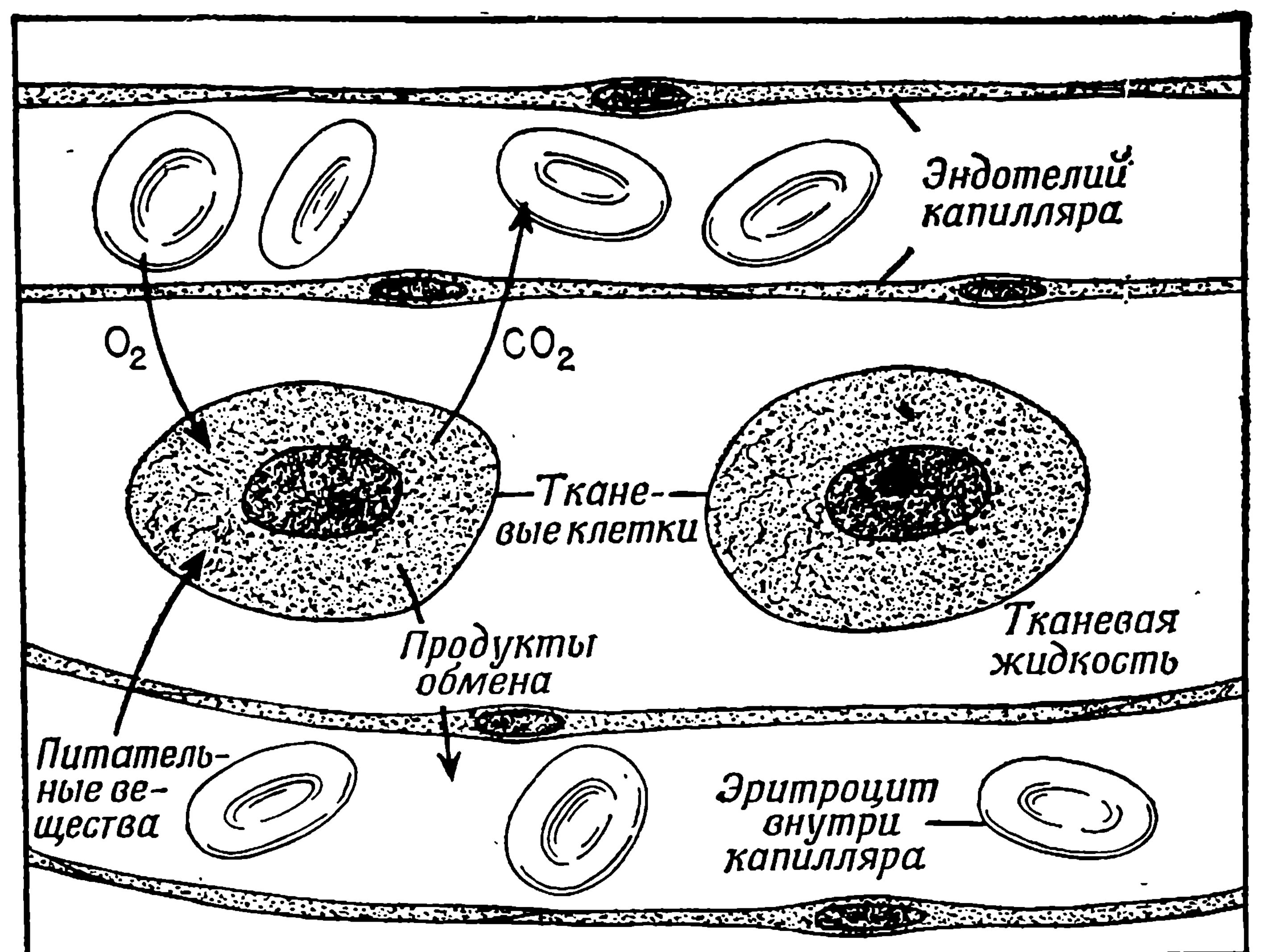


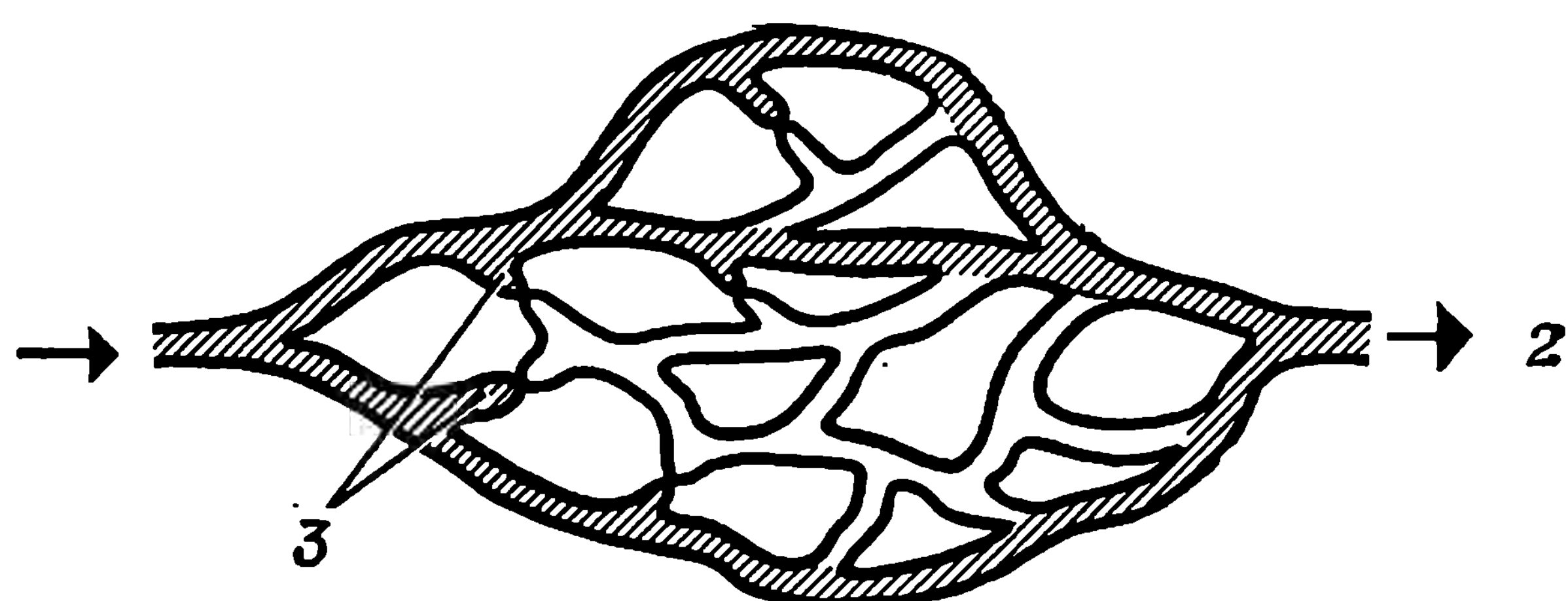
Рис. 344. Схема диффузии веществ между капиллярами и клетками тела через тканевую жидкость, омывающую клетки.

Кровь не вступает в прямое соприкосновение с клетками организма: они омываются *тканевой жидкостью* — одной из внеклеточных жидкостей тела. Для того чтобы достигнуть клеток, вещества должны перейти из крови через стенку капилляра и через пространство, заполненное тканевой жидкостью (рис. 344). В теле взрослого человека примерно 10^{15} клеток, а объем омывающей их жидкости составляет всего лишь 14 л. Для снабжения такого же числа одноклеточных простейших, живущих в море, необ-

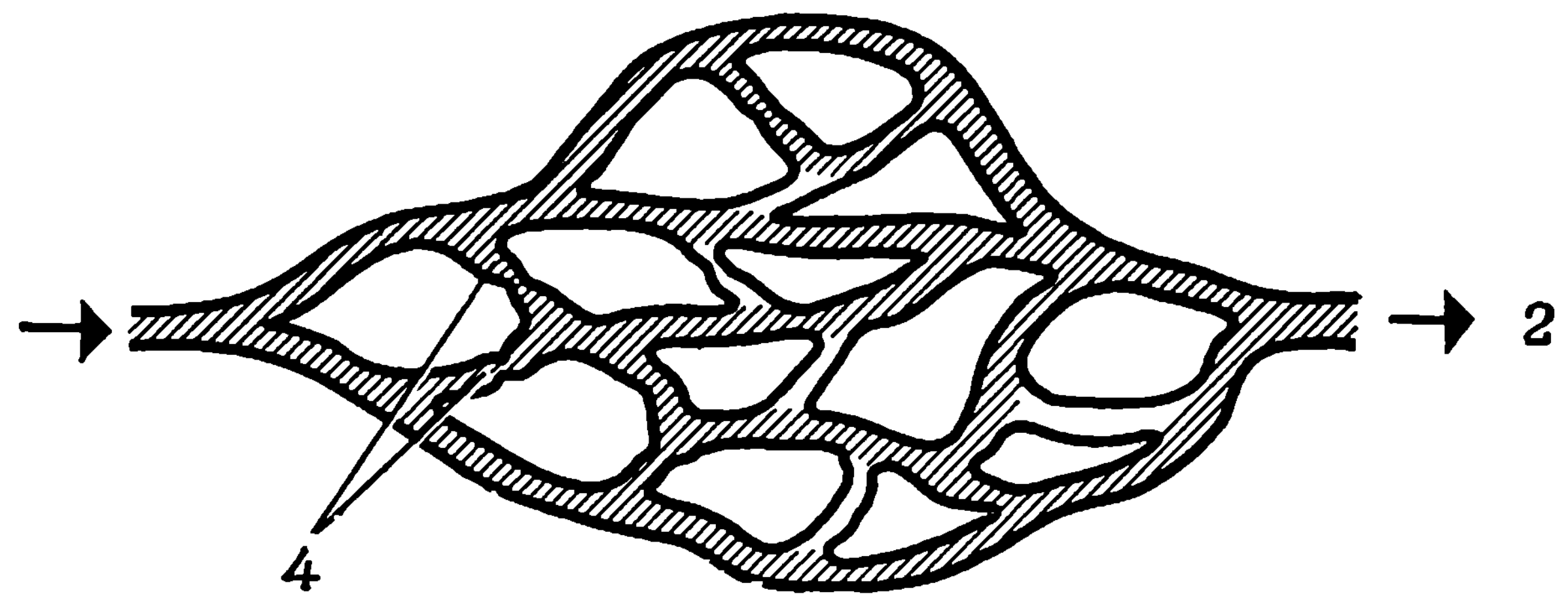
ходимыми им газами и питательными веществами потребовалось бы 10^7 л морской воды. Необычайно эффективные приспособления — легкие, печень, кишечник и почки. — непрерывно пополняющие запас кислорода и питательных веществ в жидкостях тела и удаляющие продукты распада, позволяют клеткам нашего организма жить, несмотря на то что их окружает сравнительно мало жидкости.

Каждая капля крови, проходящая через сеть капилляров, вступает в контакт с боль-

шой поверхностью, через которую может происходить диффузия (или активный перенос) веществ в омывающую клетки тканевую жидкость. Подсчитано, что площадь поверхности капилляров, с которыми соприкасается 1 см³ крови, составляет около 7000 см². Общее число капилляров в теле невероятно велико. В тканях с интенсивным обменом, например в мышцах, капилляры расположены очень близко друг к другу: расстояние между соседними капиллярами всего только вдвое больше их диаметра. Судя по результатам тщательного исследования серийных срезов мышцы, число капилляров в мышечной ткани составляет около 240 000 на 1 см². Менее активные ткани не столь богаты сосудами, а в некоторых тканях, например в хрусталике глаза, их нет совсем. В каждом органе обычно лишь небольшая часть капилляров наполнена кровью и функционирует, но в период интенсивной деятельности наполняется вся или почти вся капиллярная сеть (рис. 345). В каждой отдельной капиллярной сети есть определенные «магистральные» протоки, по которым кровь все время проходит из *артериол* (мельчайших артерий)



А



Б

Рис. 345. Изменение кровотока в капиллярной сети в связи с активностью ткани.

А. Ткани в состоянии покоя; открыты только главные капиллярные пути. Б. При переходе ткани в состояние активности понизившееся напряжение кислорода приводит к расслаблению прекапиллярных сфинктеров; открывается больше путей для крови; приток ее увеличивается, и работающая ткань получает больше кислорода.

1 — артериола; 2 — венола; 3 — прекапиллярные сфинктеры (закрыты); 4 — прекапиллярные сфинктеры (расслаблены).

в *венулы* (мельчайшие вены). В начальных участках капилляров, ответвляющихся от этих главных путей, имеются микроскопические мышечные *прекапиллярные сфинктеры*, которые отключают или включают остальные пути в соответствии с меняющимися метаболическими потребностями данной ткани. Эти сфинктеры вместе с гладкой мускулатурой стенок артерий и артериол регулируют кровоснабжение каждого органа и его отдельных частей.

Сокращение и расслабление гладкой мускулатуры артериол находится главным образом под нервным контролем и зависит от импульсов, приходящих по волокнам вегетативной нервной системы. В отличие от этого состояние прекапиллярных сфинктеров регулируется местными условиями в тканях. Например, при падении напряжения кислорода в ткани эти сфинктеры расслабляются, что ведет к увеличению кровотока в капиллярном ложе и к усиленному снабжению ткани кислородом.

240. ОБМЕН ВЕЩЕСТВАМИ ЧЕРЕЗ СТЕНКИ КАПИЛЛЯРОВ

Стенка капилляра ведет себя так, как будто поры в ней гораздо крупнее, чем в плазматических мембранах клеток; они и в самом деле крупнее — достигают 8 нм в диаметре (в плазматической мембране — около 0,8 нм); через них легко диффундируют глюкоза, аминокислоты и мочевины, а также ионы натрия, хлора и другие ионы. В плазме крови содержится около 7 г белка на 100 мл, и молекулы его слишком велики, чтобы проходить через эти поры. В омывающей клетки тканевой жидкости белка значительно меньше — около 1,5 г на 100 мл. Поэтому осмотическое давление плазмы (в данном случае это *коллоидно-осмотическое давление*) выше, чем у тканевой жидкости, и вода стремится переходить из последней в капилляры. Если два раствора разделены полупроницаемой мембраной, пропускающей воду, но задерживающей растворенные вещества, то вода будет стремиться переходить путем осмоса из того раствора, где концентрация ее выше (и где ниже концентрация растворенных веществ), в другой раствор. Растворенный белок плазмы крови (7 г на 100 мл) создает осмотическое давление около 28 мм рт. ст., а белок тканевой жидкости (1,5 г на 100 мл) — осмотическое давление около 4 мм рт. ст. Разность этих давлений, равная $28 - 4 = 24$ мм рт. ст., и есть та сила, которая заставляет молекулы воды переходить в плазму (рис. 346).

Этой силе, однако, противодействует гидростатическое давление в капилляре, обусловлен-

Рис. 346. Схема гидростатических и осмотических сил, обуславливающих обмен веществами между капиллярами и тканевой жидкостью.

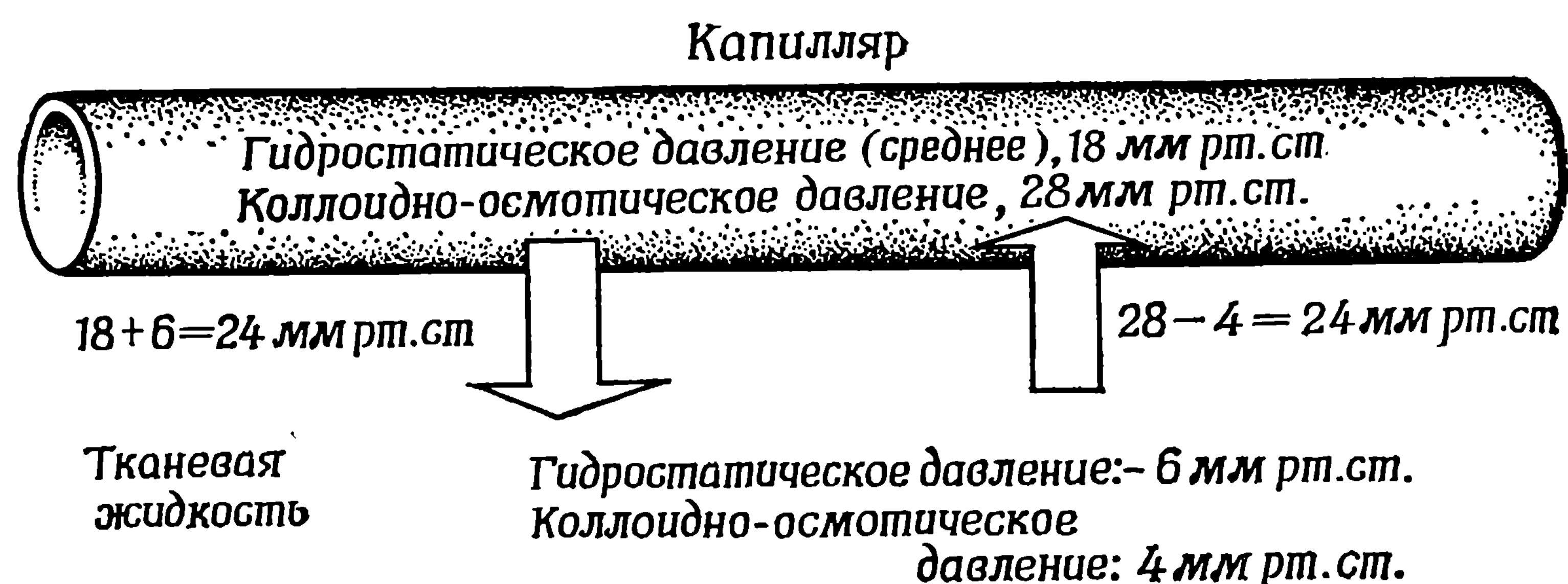
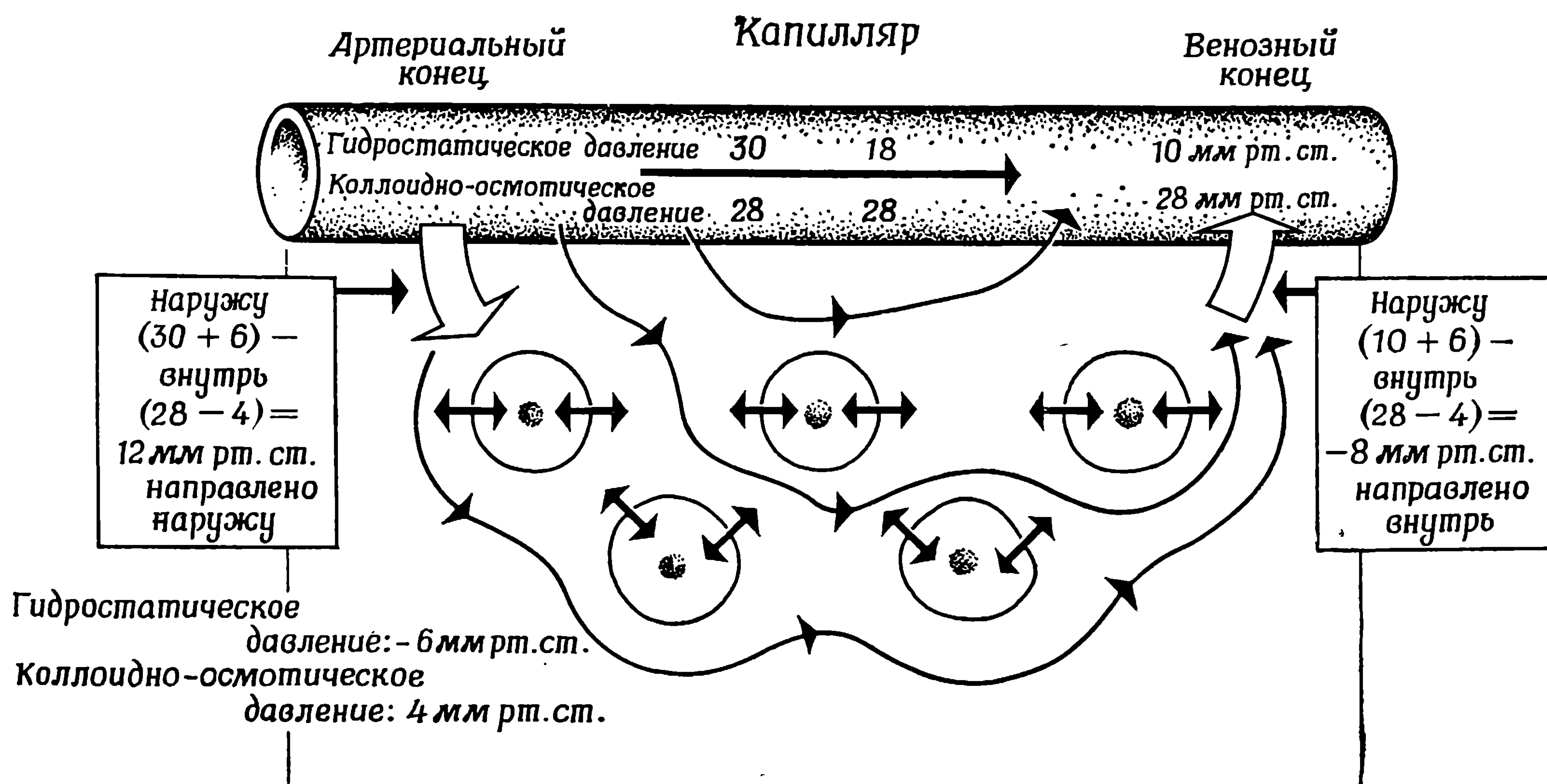


Рис. 347. Пути движения воды из капилляров в тканевую жидкость и обратно в капилляры.



ное работой сердца; его трудно измерить прямым путем, но по косвенным оценкам оно равно в среднем 18 мм рт. ст. Удалось приблизительно определить давление тканевой жидкости, непосредственно омывающей капилляры; оно составляет около -6 мм рт. ст., т. е. несколько ниже атмосферного давления. Разность обоих давлений (+ 18 мм с внутренней и -6 мм с наружной стороны стенки капилляра) равна 24 мм рт. ст.; это и есть то давление, которое стремится выталкивать воду из капилляров, и оно в точности равно коллоидно-осмотическому давлению, всасывающему воду внутрь капилляров. Равновесие между этими двумя силами обуславливает поразительное постоянство объема крови, несмотря на более высокое гидростатическое давление капиллярной крови по сравнению с таковым тканевой жидкости.

Хотя коллоидно-осмотическое давление у венозного и артериального концов капилляра одинаково или почти одинаково, гидростати-

ческое давление в капилляре у конца, примыкающего к артериоле, выше (около 30 мм рт. ст.), чем у конца, примыкающего к венуле (около 10 мм рт. ст.). Обусловленные этим разности между коллоидно-осмотическим и гидростатическим давлениями вызывают передвижение молекул воды, которые выходят из капилляра на его артериальном конце и входят обратно в капилляр на венозном конце (рис. 347). Сумма сил, действующих на артериальном конце, создает *фильтрационное давление* величиной около 12 мм рт. ст., выталкивающее молекулы воды из капилляра. На венозном конце сумма тех же сил создает *абсорбционное давление* около 8 мм рт.ст., заставляющее воду входить в капилляры. Эти две силы не равны друг другу, но различие между ними частично компенсируется тем, что венозные концы капилляров шире артериальных и поверхность их примерно в полтора раза больше. Некоторая часть (1—10%) жидкости, выходя-

щей у артериальных концов капилляров, не всасывается обратно у их венозных концов, а переходит в сосуды лимфатической системы, по которым и возвращается в кровь. Таким образом, при нормальных условиях объем крови остается неизменным, так как из капилляров и в капилляры переходят примерно одинаковые количества воды; однако этот ток воды в обоих направлениях существенно способствует обновлению тканевой жидкости и снабжению тканей питательными веществами.

В случае кровопотери уменьшение объема крови ведет к уменьшению кровяного давления, а следовательно, и давления, обуславливающего фильтрацию. Но количество белка на 1 мл плазмы остается прежним, и поэтому коллоидно-осмотическое давление не снижается. Это приводит к увеличению давления, заставляющего воду входить в капилляры, и в результате объем крови быстро восстанавливается за счет тканевой (и внутриклеточной) жидкости. При так называемом «шоке», наступающем иногда после ожогов и других несчастных случаев, проницаемость стенок капилляров повышается, часть белков плазмы переходит в тканевую жидкость и коллоидно-осмотическое давление падает. Вследствие этого и вода начинает переходить из капилляров в ткани, что приводит к *отеку* (накоплению жидкости в тканях).

241. ЛИМФАТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Помимо кровеносной системы у позвоночных имеется еще одна группа сосудов, образующих *лимфатическую систему*. Эта система мелких тонкостенных сосудов начинается с тончайших, закрытых с одного конца *терминальных лимфатических капилляров*, которые есть почти во всех тканях (рис. 348). Терминальные капилляры, сливаясь, образуют все более крупные сосуды — лимфатические вены, которые, подобно венам кровеносной системы, снабжены клапанами, препятствующими обратному току лимфы. Самые крупные лимфатические вены впадают в конце концов в кровеносную систему в месте соединения внутренней яремной и подключичной (плечевой) вен.

Лимфатические сосуды образуют вспомогательную систему для *возврата* жидкости из тканевых пространств в систему кровообращения; поэтому лимфатических артерий не существует. Лимфатические капилляры, закрытые с одного конца, весьма проницаемы, и через их стенку вместе с тканевой жидкостью внутрь легко проходят белковые молекулы и другие крупные частицы. Находящаяся в этих капиллярах жидкость, называемая *лимфой*, почти не

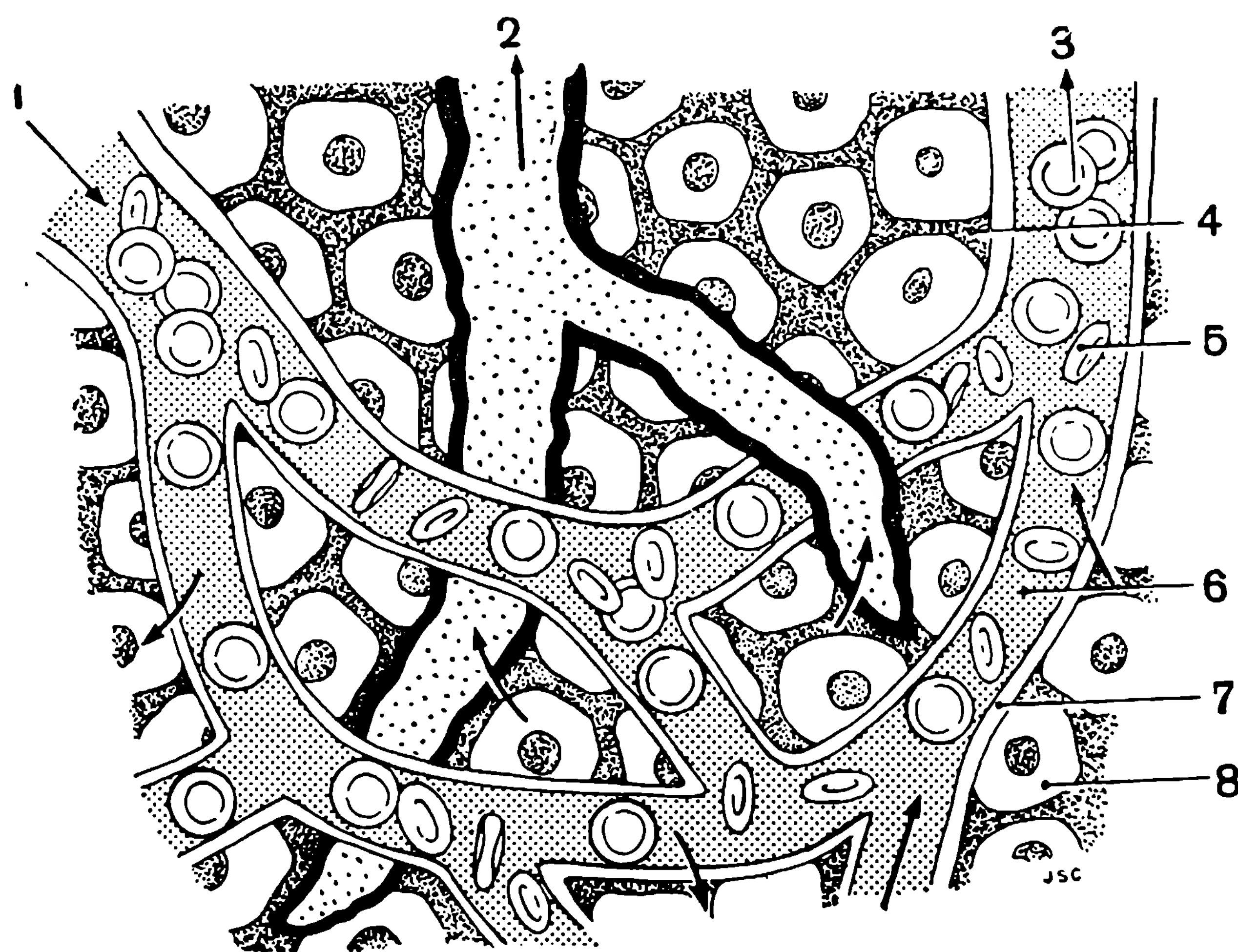


Рис. 348. Схема отношений между кровеносными и лимфатическими капиллярами и тканевыми клетками.

Обратите внимание на то, что кровеносные капилляры открыты с обоих концов, тогда как лимфатические капилляры кончаются «слепо». Стрелки показывают направление тока жидкостей. 1 — артериола; 2 — лимфатический капилляр; 3 — венула; 4 — тканевая жидкость; 5 — эритроцит; 6 — плазма; 7 — кровеносные капилляры; 8 — тканевая клетка.

отличается по своему составу от тканевой жидкости; подобно последней, она содержит гораздо меньше белка, чем кровь. Таким образом, тканевая жидкость переходит в лимфатические капилляры, становится лимфой, а затем направляется к месту впадения лимфатических сосудов в кровеносные и смешивается там с кровью.

В местах слияния лимфатических сосудов находятся скопления клеток, называемые *лимфатическими узлами*, в которых образуются *лимфоциты* (один из типов лейкоцитов), а также отфильтровываются бактерии и другие мелкие частицы, с тем чтобы предотвратить их попадание в кровяное русло. Лимфа очень медленно проходит здесь через узкие и извилистые протоки, содержащиеся в ней бактерии задерживаются и фагоцитируются клетками лимфатического узла. Некоторые бактерии иногда проходят через первый лимфатический узел и задерживаются во втором или в третьем; при массивной инфекции бактерии могут пройти через все узлы и вторгнуться в кровяное русло. Когда микробы попадают в лимфатические узлы в последних развивается воспалительный процесс; узлы увеличиваются в размерах и становятся болезненными; например, при ангине заметно увеличиваются шейные узлы. У людей, которые много курят, лимфатические узлы в области легких наполняются частицами копоти и становятся темно-серыми или черными. Эти частицы могут в конце концов нарушить функционирование лимфатических узлов и снизить устойчивость к легочным инфекциям.

У некоторых низших позвоночных, например у лягушки, есть четыре лимфатических «сердца», которые пульсируют и проталкивают лимфу по сосудам. У человека движение лимфы обеспечивается сокращением близлежащих скелетных мышц, сжимающих лимфатические сосуды (обратному току препятствуют клапаны), и дыхательными движениями грудной клетки. Лимфатические сосуды играют важную роль в поддержании водного баланса тканей, возвращая жидкость и особенно белки в систему кровообращения. Белки все время медленно просачиваются из кровяного русла в тканевую жидкость: за каждый час в нее переходит около 4% общего количества белка плазмы. Лимфатические сосуды служат единственным возможным путем возвращения белков в кровь. Не будь лимфатической системы, концентрация белков в тканевой жидкости вскоре сравнялась бы с концентрацией их в крови капилляров, что привело бы к падению коллоидно-осмотического давления крови и уменьшению ее объема. Кроме того, в лимфатической системе происходит выработка лимфоцитов и отфильтровывание частиц пыли и бактерий; наконец, перенос в кровь жиров, всасываемых кишечными ворсинками, также происходит при участии лимфатических сосудов (разд. 224).

Скорость движения лимфы очень мала и непостоянна; общее количество ее, поступающее в кровь за 1 ч, составляет около 100 мл (в то время как общий объем крови в организме составляет около 5 л).

242. КРОВЬ: ПЛАЗМА И ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Артерии, вены и капилляры кровеносной системы содержат *кровь* — жидкую ткань, которая состоит из клеток различного типа — так называемых *форменных элементов*, — взвешенных в жидкой среде — *плазме*. Плазма крови представляет собой сложную смесь разнообразных веществ и находится в динамическом равновесии с тканевой жидкостью, омывающей клетки, и с внутриклеточной жидкостью. Протекая через капилляры, плазма непрерывно получает и отдает различные вещества, и тем не менее общий состав ее поразительно стабилен. Она содержит белки, аминокислоты, углеводы, липиды, соли, гормоны, ферменты, антитела и растворенные газы. Плазма имеет слабую щелочную реакцию (рН 7,4). Два ее главных компонента — это вода (90—92%) и белки (7—8%). Концентрация в плазме глюкозы (0,1%) и солей (0,9%) невелика, но поддерживается на почти постоянном уровне при помощи разнообразных регуляторных приспособлений.

Плазма содержит белки нескольких различных типов со специфическими свойствами и функциями: *фибриноген* участвует в свертывании крови; *альбумин* и *глобулины* играют основную роль в поддержании коллоидно-осмотического давления, регулирующего содержание воды в плазме; фракция *гамма-глобулинов* богата антителами, которые обуславливают иммунитет к определенным инфекционным заболеваниям. Белки плазмы и содержащийся в эритроцитах гемоглобин служат важными буферами, поддерживающими постоянство концентрации водородных ионов (рН).

В плазме взвешены красные кровяные тельца, или *эритроциты*, имеющие форму двояковогнутых дисков от 7 до 8 мкм в диаметре и от 1 до 2 мкм в толщину. Зрелые эритроциты млекопитающих лишены ядра: они утрачивают его в процессе своего развития из клетки-предшественника — *эритробласта*. У взрослого мужчины в 1 мм³ крови содержится около 5400 000 эритроцитов, а у взрослой женщины — около 5 млн. У новорожденных детей эритроцитов больше — от 6 до 7 млн. на 1 мм³. Каждый эритроцит содержит примерно 265 млн. молекул *гемоглобина* — красного пигмента, переносящего кислород и углекислоту.

У взрослого человека эритроциты образуются в *красном костном мозге*, заполняющем центральные полости некоторых костей. Костный мозг содержит неспециализированные клетки (гемоцитобласты), имеющие ядро и лишенные гемоглобина; эти клетки делятся, и таким образом число гемоцитобластов возрастает. Клетки, возникшие в результате последнего деления, постепенно превращаются в зрелые эритроциты; в процессе этого превращения они теряют ядро, синтезируют гемоглобин и приобретают форму двояковогнутого диска. Как показали опыты с эритроцитами, мечеными каким-нибудь радиоактивным изотопом, например радиоактивным железом, у человека средняя продолжительность жизни эритроцита составляет примерно 127 дней. Резервуаром для эритроцитов служит *селезенка* — орган овальной формы длиной около 12 см, лежащий слева от желудка; селезенка, так же как и печень, удаляет из кровяного русла старые эритроциты. Молекулы гемоглобина из старых эритроцитов подвергаются в селезенке и печени расщеплению; атомы железа используются снова, а гем разрушается и выделяется печенью в виде билирубина и других желчных пигментов.

Исходя из общего числа эритроцитов в организме и средней продолжительности их жизни, нетрудно подсчитать, что в любой день и в любое время суток *ежесекундно* образуется около

2,5 млн. эритроцитов и такое же их количество разрушается. А поскольку в каждом эритроците содержится $265 \cdot 10^6$ молекул гемоглобина, то ежесекундно образуется примерно $650 \cdot 10^{12}$ таких молекул. Как показывают эксперименты, «сборка» 574 аминокислотных остатков, образующих молекулу гемоглобина, занимает примерно 90 с. Таким образом, в каждый данный момент в процессе «сборки» на рибосомах находится $90 \cdot 650 \cdot 10^{12}$ (или $6 \cdot 10^{16}$) молекул гемоглобина.

Кровь содержит пять типов белых кровяных телец, или *лейкоцитов*; все они имеют ядро, лишены гемоглобина и способны к активному амебоидному движению. Лейкоцитов гораздо меньше, чем эритроцитов, — в среднем около 7000 на 1 см^3 , но число их колеблется в пределах от 5000 до 9000 или 10000 у разных людей и даже у одного и того же человека в разное время суток: меньше всего лейкоцитов рано утром, а больше всего после полудня.

Два типа лейкоцитов, *лимфоциты* и *моноциты*, образуются в лимфоидной ткани — в селезенке, зубной железе и лимфатических узлах. Три других типа, *нейтрофилы*, *эозинофилы* и *базофилы*, образуются, так же как и эритроциты, в костном мозге. Клетки этих трех типов содержат цитоплазматические гранулы, различающиеся по величине и окрашиваемости. Нейтрофилы в норме составляют от 60 до 70% всех лейкоцитов циркулирующей крови; они могут активно перемещаться путем амебоидного движения, проскальзывают через стенки капилляров между клетками эндотелия и играют важную роль, фагоцитируя бактерий и других болезнетворных микробов. Нейтрофилы фагоцитируют также остатки мертвых тканевых клеток. Стимулами, направляющими движение нейтрофилов и других лейкоцитов к очагам инфекции, служат вещества, выделяемые воспаленными и инфицированными тканями.

Моноциты — самые крупные среди лейкоцитов — достигают 20 мкм в диаметре. Так же как и более мелкие лимфоциты, они не содержат цитоплазматических гранул. Моноциты тоже активно передвигаются и фагоцитируют бактерий. Проведя несколько часов в тканевых пространствах, моноциты часто увеличиваются в размерах и становятся макрофагами, которые могут довольно быстро передвигаться и поглощать до 100 бактерий и более. Нейтрофилы играют первостепенную роль в сопротивлении острым бактериальным инфекциям, тогда как моноциты приобретают большее значение при хронических инфекционных заболеваниях. Макрофаги способны фагоцитировать крупные фрагменты разрушенных клеток и играют важ-

ную роль в очистке очага инфекции после уничтожения бактерий. Эозинофилы — это амебоидные, способные к фагоцитозу клетки, цитоплазма которых содержит крупные гранулы, окрашивающиеся эозином и другими кислыми красителями; число эозинофилов сильно возрастает во время аллергических реакций и при заражении такими паразитами, как, например, трихины.

Лимфоциты — чрезвычайно интересные клетки, обладающие способностью превращаться в клетки многих других типов. Лимфоцит может увеличиться в размерах и превратиться в моноцит, а затем перейти в соединительную или иную ткань и стать макрофагом. Лимфоциты могут также проникать в костный мозг и становиться там предшественниками эритроцитов или *гранулоцитов* (зернистые лейкоциты, например нейтрофилы). Кроме того, в тканях лимфоциты способны превращаться в *фибробласты* и выделять коллагеновые волокна, эластические волокна и другие элементы соединительной ткани. И наконец, из лимфоцитов могут образовываться *плазматические клетки*, которые вырабатывают и выделяют антитела, играющие важнейшую роль в развитии иммунитета (разд. 246).

Существует еще одна группа форменных элементов, циркулирующих в крови; это *тромбоциты*, которые играют важную роль в начале процесса свертывания крови (разд. 245). У большинства позвоночных тромбоциты представляют собой небольшие овальные клетки, имеющие ядро, тогда как у млекопитающих это мельчайшие сферические или дисковидные *кровяные пластинки*, лишенные ядра и образующиеся путем фрагментации гигантских клеток — *мегакариоцитов* — в красном костном мозге; некоторые кровяные пластинки образуются из фагоцитов в легких.

243. ПЕРЕНОС ВЕЩЕСТВ КРОВЬЮ

Переносимые кровью вещества могут быть просто растворены в плазме, связаны с каким-либо из белков плазмы или же присоединены к гемоглобину, находящемуся в эритроцитах. Небольшие количества кислорода и углекислоты растворены в плазме, однако большая часть кислорода и значительная часть углекислоты связаны с гемоглобином эритроцитов. Неорганические ионы — анионы (хлор, бикарбонат и фосфат) и катионы (натрий, калий и магний, а также около половины кальция) — переносятся в плазме в растворе (остальная часть кальция связана в плазме с одним из белков). Глюкоза, аминокислоты и органические кисло-

ты, например молочная и лимонная, находятся в растворе, так же как и разнообразные отходы метаболизма (мочевина, мочева кислота, аммиак, креатинин) и очень малые количества некоторых витаминов.

Многие другие вещества, переносимые плазмой, соединены с белками. Ни свободные жирные кислоты, ни триглицериды не обладают достаточной растворимостью в воде, а следовательно, и в плазме. Свободные жирные кислоты переносятся кровью главным образом в виде комплексов с сывороточным альбумином, а триглицериды совершают свой путь из кишечника в печень и жировую ткань в форме *хиломикронов* — капелек жира, стабилизированных тонкой оболочкой из белков, фосфолипидов и эфиров холестерина. Печень синтезирует и выделяет в кровь разного рода *липопротеиды*, которые состоят примерно наполовину из пептидных цепей и наполовину из липидов — фосфолипидов, холестерина или его эфиров и триглицеридов. Один тип липопротеидов особенно богат триглицеридами; это именно та форма, в которой жиры транспортируются из печени в скелетные мышцы, жировую ткань и другие ткани.

Некоторые гормоны, например гормоны передней и задней долей гипофиза, переносятся плазмой крови в растворенном состоянии; другие присоединяются к белкам плазмы — к альбумину или какому-нибудь особому белку, специфически связывающему данный гормон. Тироксин связан либо со специфическим белком *тиреоглобулином*, либо с альбумином и постепенно освобождается на протяжении нескольких дней; это помогает обеспечить равномерное поступление его в ткани. Большая часть инсулина, находящегося в плазме, связана с глобулинами. Некоторые стероидные гормоны, в том числе кортизол, также связаны в плазме со специфическими белками, например с *транскортином*.

Кислород и углекислоту переносит главным образом гемоглобин, который находится в эритроцитах. Если бы кровь была просто водой, она могла бы переносить всего лишь около 0,2 мл кислорода и 0,3 мл углекислоты на 100 мл. А благодаря особым свойствам гемоглобина цельная кровь способна переносить около 20 мл кислорода и 30—60 мл углекислоты на 100 мл; в то же время гемоглобин действует как кислотно-щелочной буфер, сводящий к минимуму изменения рН крови. Белковая часть молекулы гемоглобина состоит из четырех пептидных цепей, обычно из двух α - и двух β -цепей; к этим цепям присоединены четыре группы гема, представляющие собой порфириновые кольца

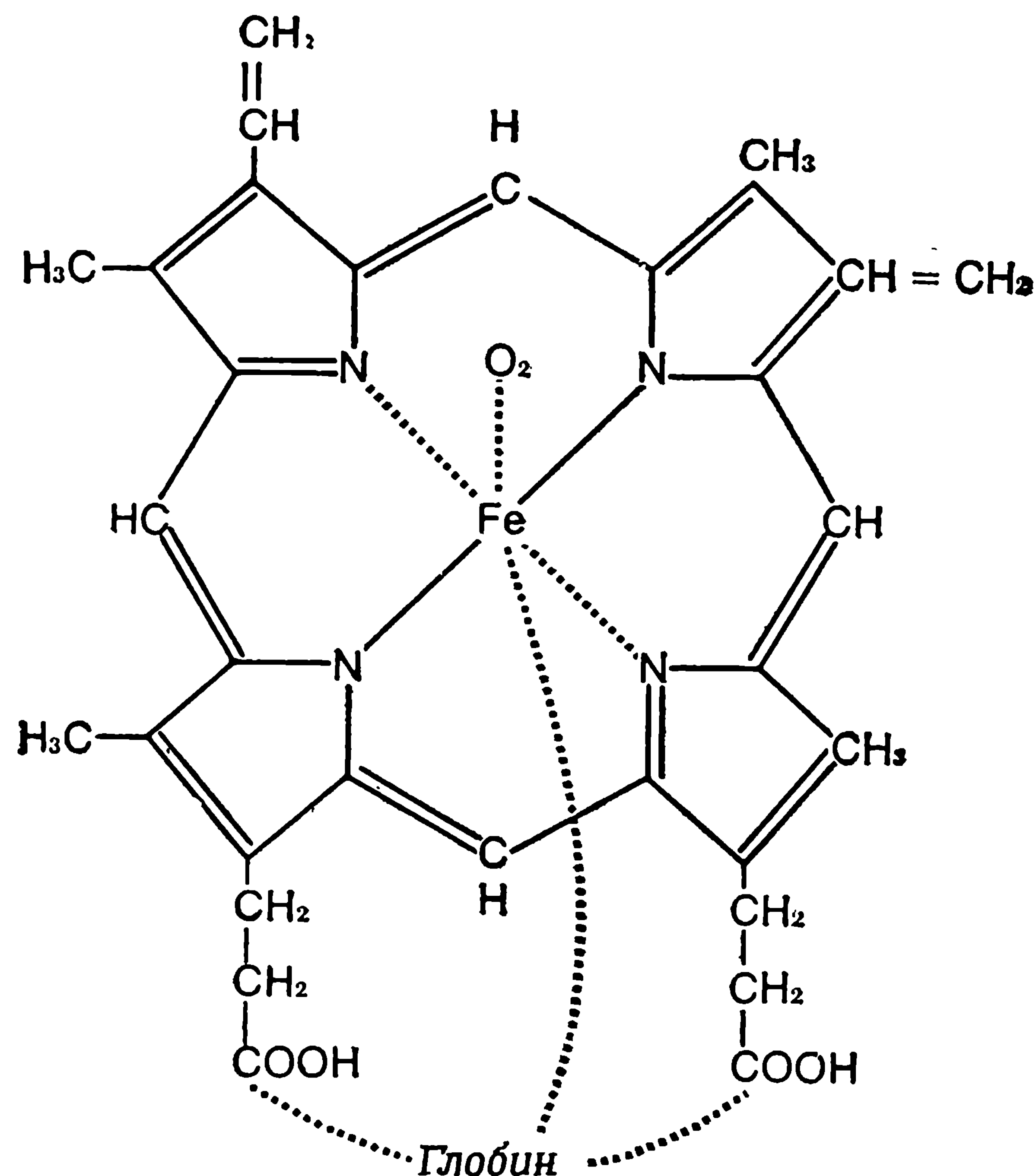
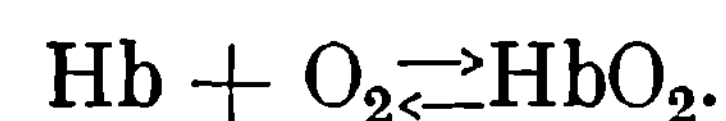


Рис. 349. Одна из структурных субъединиц молекулы гемоглобина — комплекс из порфиринового кольца, закисного железа (Fe^{2+}) и пептидной цепи глобина.

Молекула гемоглобина состоит из четырех таких субъединиц — двух α -цепей и двух β -цепей.

(рис. 349). Гемоглобин мы находим у представителей всех основных групп животных, стоящих выше плоских червей; у моллюсков, ракообразных и некоторых других животных имеются гемопротеидные пигменты иного типа, например *гемоцианин*. Кровь человека содержит около 15 г гемоглобина на 100 мл. Гемоглобин обладает замечательной способностью к образованию непрочной химической связи с кислородом; атомы кислорода присоединяются к имеющимся в его молекуле атомам железа.

В органах дыхания — в легких или жабрах — кислород диффундирует из плазмы в эритроциты и соединяется с гемоглобином (Hb), образуя оксигемоглобин (HbO_2):



Эта реакция обратима, и в капиллярах тканей в условиях низкого парциального давления кислорода комплекс HbO_2 распадается. Присоединение кислорода к гемоглобину и освобождение его зависят от концентрации кислорода и в меньшей степени от концентрации CO_2 . Реагируя с водой, CO_2 образует угольную кислоту H_2CO_3 ; поэтому при повышении концентрации CO_2 кислотность крови возрастает. Способность гемоглобина связывать кислород при

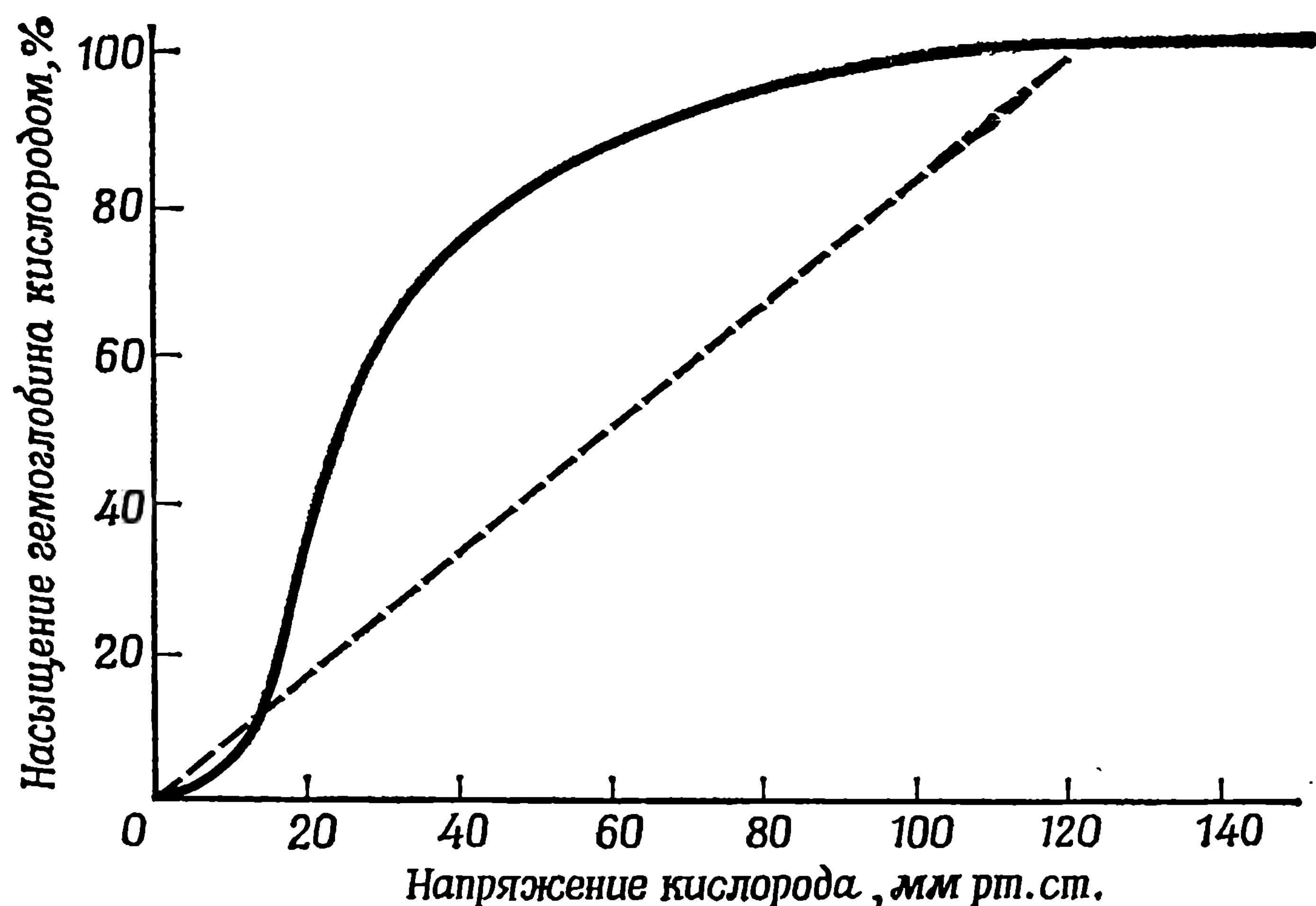


Рис. 350. Зависимость соединения кислорода с гемоглобином от напряжения кислорода (pO_2).

Если бы эта зависимость была линейной, то график имел бы форму, показанную пунктиром. Вследствие взаимодействий между четырьмя группами гема в одной молекуле гемоглобина кривая связывания кислорода имеет S-образную форму.

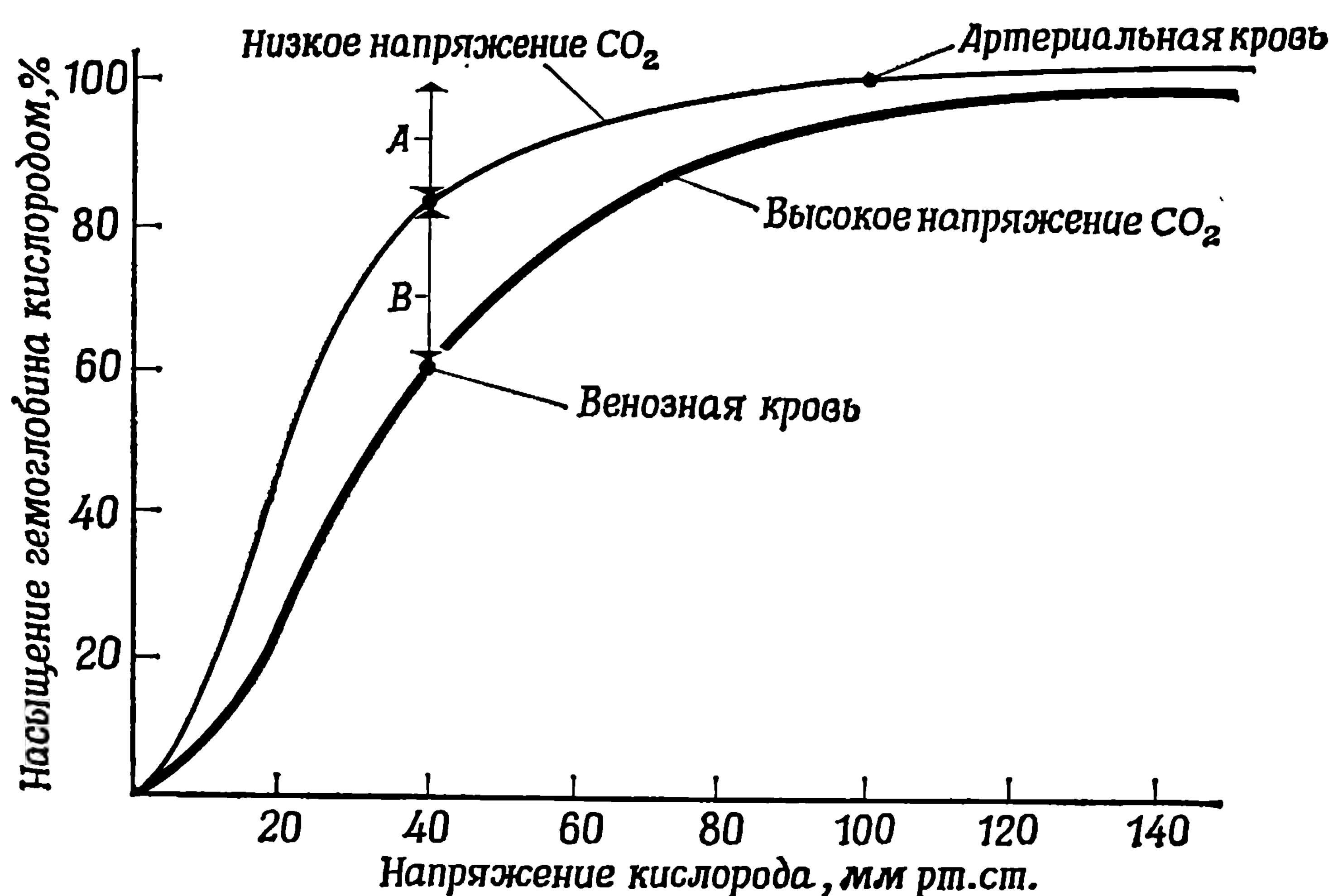


Рис. 351. Влияние напряжения двуокиси углерода (pCO_2) на отдачу кислорода тканям.

Стрелкой A указано количество кислорода, освобождаемое гемоглобином при снижении pO_2 с уровня его в артериальной крови (100 мм рт. ст.) до уровня в венозной крови (40 мм рт. ст.). Стрелкой B указано добавочное количество кислорода, освобождаемое вследствие того, что величина pCO_2 в венозной крови больше.

этом уменьшается. Таким образом, соединение гемоглобина с кислородом косвенно регулируется количеством CO_2 . Это создает чрезвычайно эффективную систему переноса. В капиллярах тканей концентрация CO_2 высока, и совместное действие низкого напряжения O_2 и высокого напряжения CO_2 ведет к освобождению гемоглобином большого количества кислорода. В капиллярах легких или жабр напряжение CO_2 ниже, и под действием низкого напряжения CO_2 и высокого напряжения O_2 гемоглобин присоединяет к себе большое количество кислорода.

В артериальной крови человека напряжение кислорода равно 100 мм рт. ст., а на каждые 100 мл крови приходится около 19 мл кислорода. В венозной крови напряжение O_2 равно

40 мм рт. ст., а на каждые 100 мл приходится 12 мл кислорода. Разница в 7 мл — это количество кислорода, отданное тканям каждым 100 мл крови. Так как за 1 мин через ткани проходит около 5 л крови, организм получает за это время 350 мл кислорода. В покое клетки тела должны получать примерно 250 мл кислорода в 1 мин, а при физической работе потребность в нем может увеличиваться в 10—15 раз.

Все клетки тела в покое выделяют около 200 мл CO_2 в 1 мин. Если бы она была просто растворена в плазме (которая может переносить в растворенном состоянии только 4,3 мл CO_2 на 1 л), крови пришлось бы циркулировать со скоростью 47 л/мин вместо 4—5 л/мин. Кроме того, при таком содержании растворенной CO_2 кровь имела бы pH 4,5. Гемоглобин бла-

годаря своим уникальным свойствам позволяет каждому литру крови переносить из тканей к легким около 50 мл CO_2 , и при этом кислотность артериальной и венозной крови различается лишь на несколько сотых долей единицы рН. Некоторое количество CO_2 переносится кровью в форме непрочного комплекса с гемоглобином — *карбоксигемоглобина*, небольшая доля CO_2 образует угольную кислоту, большая же часть CO_2 транспортируется в виде бикарбонат-иона HCO_3^- . Образующаяся в клетках CO_2 растворяется в тканевой жидкости и при участии фермента *угольной ангидразы* превращается в угольную кислоту H_2CO_3 , которая затем нейтрализуется до бикарбоната ионами натрия и калия, освобождающимися при превращении оксигемоглобина в восстановленный гемоглобин (Hb). Оксигемоглобин обладает более сильными кислотными свойствами, чем восстановленный гемоглобин, и поэтому превращение HbO_2 в Hb сопровождается освобождением некоторого количества катионов. Как мы видим, в процессе эволюции молекула гемоглобина приобрела все свойства, необходимые для переноса больших количеств кислорода и углекислоты при минимальном изменении рН крови.

Благодаря особым свойствам гемсодержащих пигментов количество кислорода, связываемого ими, не прямо пропорционально напряжению O_2 . Кривая зависимости между этими величинами имеет S-образную форму (рис. 350). Поэтому кровь переносит кислород более эффективно, чем это было бы в случае простой линейной зависимости. Влияние CO_2 (или, вернее, изменений рН, вызываемых изменением содержания CO_2) на связывание кислорода гемоглобином представлено на рис. 351. Приведенные здесь *кривые диссоциации кислорода* (характеризующие степень насыщения гемоглобина кислородом) для артериальной крови (с низким напряжением CO_2) и для венозной крови (с высоким напряжением CO_2) показывают, насколько увеличивается отдача кислорода тканям данным количеством крови в результате поступления в нее CO_2 в тканевых капиллярах. У разных животных свойства гемопротеидов весьма различны и приспособлены к количеству CO_2 , накапливающейся в тканях. У животных, дышащих воздухом, это количество обычно велико, а у водных животных, дышащих растворенным кислородом, — незначительно. В связи с этим следует отметить, что переход в процессе эволюции от водного дыхания к воздушному потребовал существенных изменений не только в устройстве органов дыхания, но и в химических свойствах гемопротеидов крови.

244. БЕЛКИ ПЛАЗМЫ

В 100 мл плазмы содержится около 7 г белка, в том числе 5 г *альбумина* и 2 г *глобулинов*. Многочисленные другие белки представлены в очень малых количествах. Альбумин — главный белковый компонент, ответственный за коллоидно-осмотическое давление, регулирующее содержание воды в клетках и жидкостях тела (разд. 240). Фракция глобулинов представляет собой разнородную смесь белков; она содержит, в частности, *гамма-глобулины*, из которых многие являются антителами (*иммуноглобулинами*). *Фибриноген* служит важным компонентом системы, обеспечивающей свертывание крови. Иммуноглобулины синтезируются плазматическими клетками и крупными лимфоцитами, остальные белки плазмы образуются в печени. Если концентрация белков в плазме падает и возникает опасность снижения коллоидно-осмотического давления, печень начинает усиленно синтезировать эти белки. Регуляторный механизм этой реакции еще не выяснен. Роль специфических белков плазмы в переносе определенных веществ мы уже рассматривали. При многих острых инфекциях усиливается синтез фибриногена и глобулинов и повышенная концентрация этих двух белковых компонентов плазмы ускоряет оседание эритроцитов в крови, налитой в пробирку; этот тест (РОЭ — реакция оседания эритроцитов) широко используется для наблюдения за течением болезни и ходом выздоровления больного.

245. СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

У животных выработались сложные механизмы, предупреждающие потерю крови при случайном повреждении сосудов. У некоторых беспозвоночных, например у крабов, потере крови препятствует сильное сокращение мускулатуры в стенке кровеносного сосуда при его разрыве. У позвоночных, а также у многих беспозвоночных потерю крови предотвращает ряд химических реакций, в результате которых образуется плотный кровяной сгусток, закупоривающий поврежденный сосуд. Свертывание крови составляет функцию плазмы, а не клеток крови; оно связано с превращением растворимого *фибриногена* (один из белков плазмы) в нерастворимый белок *фибрин*. В процессе этой «активации» от молекулы фибриногена с помощью фермента отщепляются два пептида и получается фибрин, который затем полимеризуется в виде длинных тонких нитей; нити фибрина образуют сеть, в которой застревают клетки крови. Механизм свертывания крови

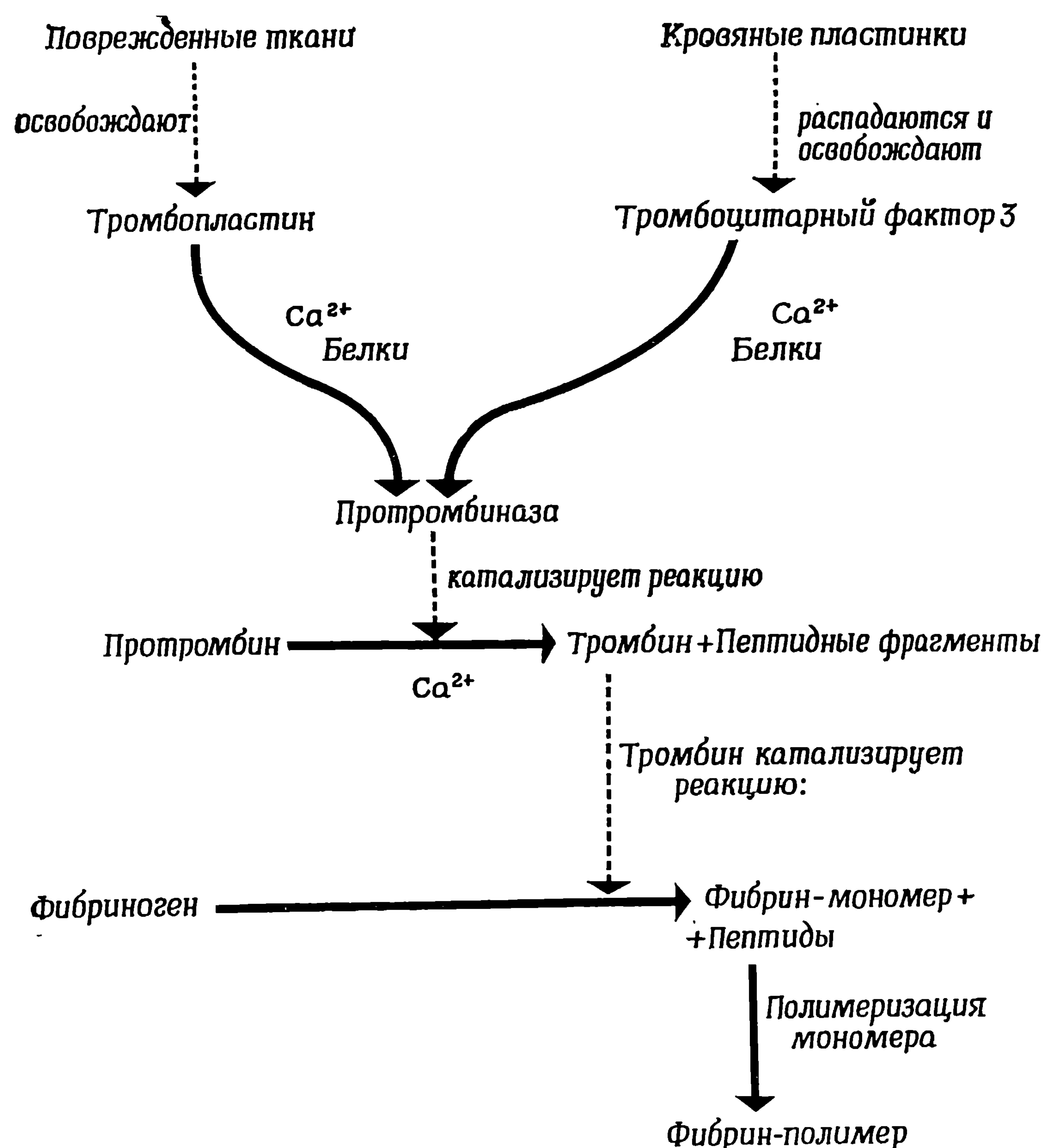


Рис. 352. Последовательность реакций, приводящих к свертыванию крови.

Каждая реакция катализируется ферментом, образующимся в результате предшествующей реакции. «Пусковым механизмом» служит освобождение тромбопластина поврежденной тканью или освобождение какого-то другого специфического фактора распадающимися кровяными пластинками.

очень сложен; в нем участвуют различные вещества, содержащиеся в плазме и взаимодействующие между собой в трех последовательных реакциях. В результате каждой из двух первых реакций образуется фермент, катализирующий следующую реакцию (рис. 352).

Первый этап в процессе свертывания крови вызывается повреждением кровеносного сосуда, которое приводит к освобождению из поврежденной ткани липопротеида, называемого *тромбопластином*. В результате реакции тромбопластина с ионами кальция и белковыми факторами, содержащимися в плазме (*проакцелерином* и *проконвертином*), образуется *протромбиназа* — фермент, катализирующий следующую реакцию. Протромбиназа может также синтезироваться в результате взаимодействия факторов, освобождаемых кровяными пластинками, ионов кальция и других глобулинов плазмы. Один из них, получивший название *антигемофилийного глобулина*, содержится в нормальной плазме, но отсутствует в плазме больных *гемофилией*. Протромбиназа, образовавшаяся при участии тромбопластина (из поврежденной ткани) или же сходного фактора из кровяных пластинок, катализирует реакцию рас-

щепления *протромбина* — глобулина плазмы, синтезируемого в печени; в результате образуется несколько фрагментов, один из которых представляет собой *тромбин*. Для этой реакции также необходимы ионы кальция. Наконец, тромбин, действуя как протеолитический фермент, отщепляет от фибриногена два пептида и превращает его в активный фибрин-мономер, полимеризация которого приводит к образованию длинных волокон нерастворимого фибрина. Сеть из этих волокон и опутанные ею эритроциты, лейкоциты и тромбоциты образуют кровяной сгусток.

Этот механизм удивительно эффективен; он обеспечивает быстрое свертывание крови при повреждении кровеносного сосуда и препятствует ее свертыванию в интактном сосуде. Хотя нормальная кровь содержит небольшое количество тромбопластина, в ней имеется также сильный антикоагулянт *гепарин*, образующийся в тучных клетках легких и печени. Для синтеза протромбина в печени необходимо достаточное количество витамина К; поэтому недостаток витамина К в пище и все, что затрудняет его всасывание в кишечнике, может привести к нарушению свертывания крови. У человека, так же

как у животных, важную роль в остановке кровотечения может играть сокращение стенки поврежденной артерии или вены, в результате которого отверстие сосуда закрывается.

246. ИММУНОГЛОБУЛИНЫ И ИММУНИТЕТ

Явление иммунитета известно уже несколько сот лет; люди давно заметили, что человек, переболевший какой-нибудь эпидемической болезнью, очень редко заболевает ею вторично: он становится невосприимчивым к данной болезни. В конце XVIII века Э. Дженнер обратил внимание на то, что работники ферм, имевшие дело с коровами, больными коровьей оспой, никогда не заболевали натуральной оспой. Когда он попробовал втереть немного жидкости, взятой из оспенных пустул на коровьем вымени, в царапину на коже, человек заболел оспой в легкой форме, причем у него появилась лишь одна оспина на месте втирания. Вакцинированные таким способом люди никогда не заболевали оспой. Коровью оспу и натуральную оспу вызывают два различных, но очень близких друг к другу вируса; прививка вируса коровьей оспы (вируса осповакцины) вызывает образование антител, способных реагировать и с вирусом оспы человека. Позже были разработаны методы вакцинации против многих других болезней; они спасли миллионы людей от таких ослабляющих организм и подчас смертельных заболеваний, как полиомиелит, корь или коклюш.

В основе *активно приобретенного иммунитета* — такого, какой наступает, например, после прививки коровьей оспы, — лежит образование в организме специфических белков — *антител*, которые выделяются в кровь и в тканевые жидкости при проникновении в организм чужеродного белка — *антигена*. Для того чтобы чужеродное вещество могло действовать как антиген и вызвать образование антител, клетки, вырабатывающие антитела, должны каким-то образом отличать «свои» вещества от «чужих». На чем основано это различие, неизвестно.

Гамма-глобулиновая фракция белков плазмы содержит *иммуноглобулины* (антитела) трех типов, различающиеся по величине и строению молекулы. Около 85% составляет γ G-иммуноглобулин (сокращенно IgG), имеющий молекулярную массу 150 000. Молекула IgG построена из четырех субъединиц — из двух «тяжелых» цепей с молекулярной массой 50 000 и двух «легких» цепей с молекулярной массой 25 000 (рис. 353). Ко второму типу (с самыми крупными молекулами) относятся γ M-иммуноглобулины (IgM) с молекулярной массой око-

ло 1 млн. Эти молекулы осаждаются в ультрацентрифуге быстрее (19S)¹, чем молекулы IgG (7S), но это не просто полимеры из молекул IgG, хотя они тоже состоят из легких и тяжелых цепей: они отличаются от IgG содержанием углевода (12%, тогда как в IgG его лишь 3%) и строением тяжелых цепей. Третий, наиболее редкий тип — γ A-иммуноглобулины (IgA); они также построены из тяжелых и легких цепей, но молекулярные массы их несколько больше, чем у IgG (коэффициенты седиментации 7S, 9S и 11S). Легкие цепи в иммуноглобулинах всех трех типов идентичны по своим антигенным свойствам, тяжелые же цепи различны.

В ходе иммунной реакции на антиген одними из первых образуются антитела типа IgM; несколько позже их сменяют антитела IgG. Важно отметить, что антитела, образующиеся в ответ на введение антигена, не всегда однородны: они могут различаться по своей специфичности, по авидности в отношении данного антигена (т. е. по активности взаимодействия с ним) и по физико-химическим свойствам — величине молекул, их форме, суммарному заряду и последовательности аминокислот. Это еще больше затрудняет установление связи между структурой антител и их иммунологической специфичностью. Вероятно, различия между разными антителами чрезвычайно тонкие — еще более тонкие, чем различия между ферментами.

Антитела вырабатываются в *плазматических клетках* и больших лимфоцитах, находящихся в лимфатических узлах и лимфоидной ткани. Плазматические клетки обладают сильно развитой эндоплазматической сетью (рис. 354) для синтеза белков.

Судя по некоторым данным, иммунологически активный участок составляет лишь небольшую часть молекулы антитела, включающую около 15—30 аминокислотных остатков. Специфичность антител, по-видимому, зависит от незначительных различий в форме молекулы, обусловленных различиями в последовательности аминокислот. Как полагают, геометрические конфигурации антигена и антитела комплементарны, т. е. подходят друг к другу, как ключ к замку.

После инъекции антигена наступает латентный период, продолжающийся примерно неделю, а затем в крови появляются антитела. Титр антител медленно повышается, достигает невысокого пика (*первичная реакция*) и вновь снижается (рис. 355). Вторичная инъекция ан-

¹ Цифры с буквой S — коэффициенты седиментации, характеризующие скорость осаждения. — *Прим., ред.*

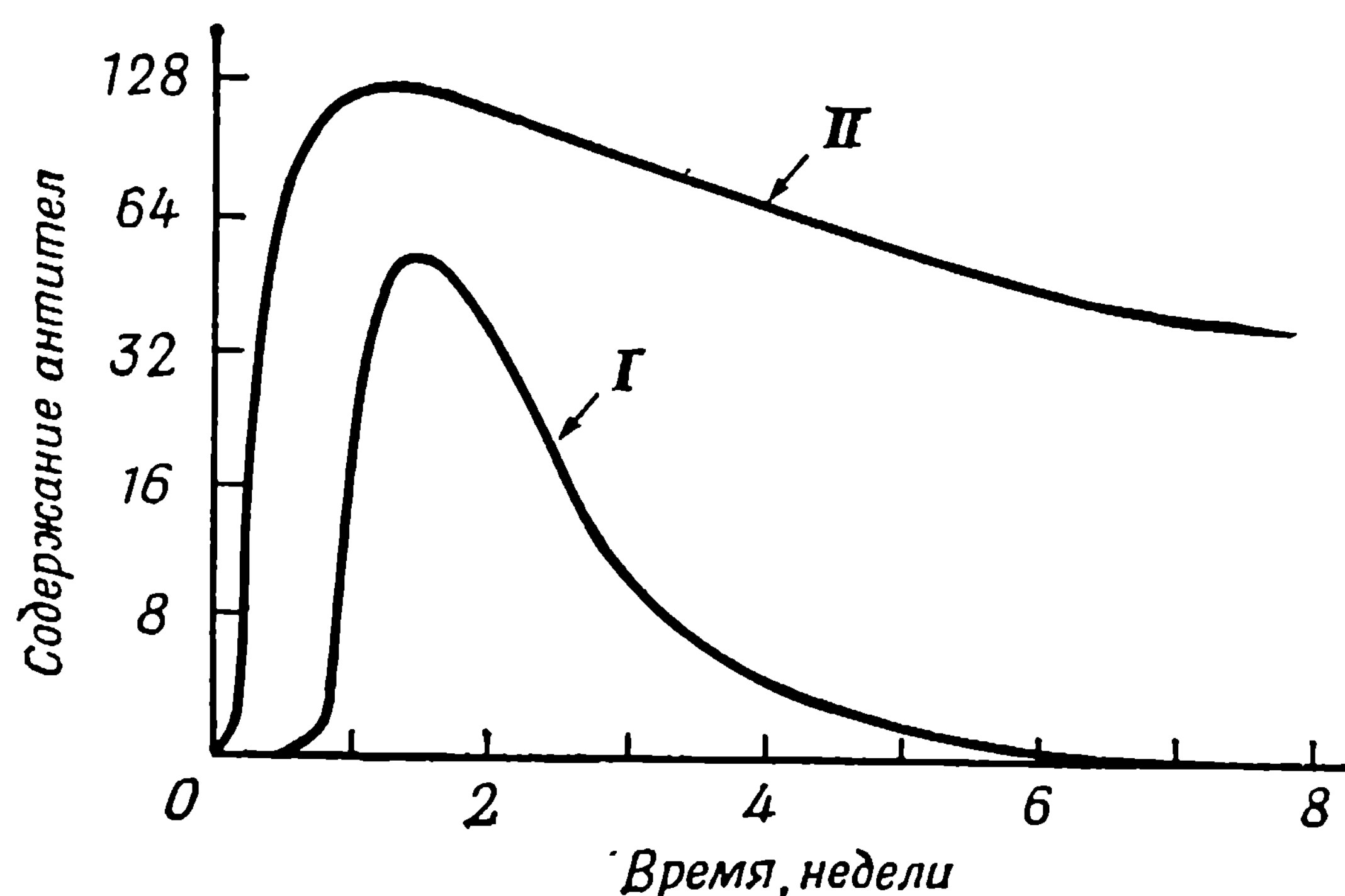


Рис. 355. Первичная (I) и вторичная (II) реакции образования антител при повторном введении антигена.

тигена через несколько дней, недель или даже месяцев вызывает быстрое образование антител после более короткого латентного периода (*вторичная реакция*). Титр антител достигает более высокого уровня и снижается медленнее. Последующие инъекции антигена вызывают дополнительные вторичные реакции, до тех пор пока не будет достигнут максимальный титр. Со временем этот титр обычно снижается, и периодическая реиммунизация помогает поддерживать иммунитет на удовлетворительном уровне. У предварительно иммунизированного человека можно также вызвать вторичную реакцию, заразив его естественным инфекционным агентом; антитела при этом обычно образуются достаточно быстро и предотвращают появление симптомов заболевания.

Антигенами, стимулирующими выработку специфических антител в плазматических клетках, могут служить любые чужеродные белки и многие вещества с менее крупными молекулами; однако чаще всего речь идет о белках определенных бактерий и вирусов — возбудителей инфекционных болезней. Впоследствии антитела могут участвовать в борьбе с этими бактериями и вирусами; они могут присоединяться к микроорганизмам и таким образом нейтрализовать (инактивировать) их; могут вызывать агглютинацию возбудителей (слипание в комочки), что препятствует их дальнейшему внедрению в организм хозяина; могут вызывать *лизис* (распад и растворение) микробов или делать их более доступными для фагоцитоза.

Все люди обладают *естественным иммунитетом* к определенным инфекционным болезням, поражающим другие виды организмов. Например, вирус чумы собак, от которого гибнет около половины зараженных им животных, не способен инфицировать человека. Вирус герпеса, смертельный для кроликов, у человека обычно вызывает лишь появление пузырьков на губах

(так называемую «лихорадку»). Эта природная невосприимчивость в значительной мере обусловлена наличием в плазме крови антител, способных присоединяться к возбудителю. У большинства людей и у других позвоночных могут вырабатываться антитела против множества разнообразных инфекционных агентов, в результате чего создается специфический иммунитет к соответствующим заболеваниям. Если человек уже заразился какой-либо болезнью и его организму срочно нужны антитела для борьбы с возбудителем, то ему можно ввести надлежащую *сыворотку* — препарат антител, образовавшихся в организме животного, которое раньше было заражено этим возбудителем. Это помогает организму бороться с инфекцией, пока его собственные плазматические клетки не начнут вырабатывать достаточное количество антител. Такой пассивно приобретенный иммунитет оказывает немедленное действие, но он полностью исчезает спустя несколько недель.

Для приготовления сыворотки выращивают чистый штамм возбудителя и впрыскивают его в возрастающих дозах подходящему животному, например лошади; в крови животного постепенно накапливаются антитела; затем у животного время от времени берут кровь и удаляют из нее клеточные элементы и белки, оставляя лишь желательные антитела.

Если у новорожденного животного удалить *зобную железу*, то организм его утратит способность к выработке антител. У плода и новорожденного зобная железа (тимус) имеет крупные размеры и содержит множество *timoцитов* — клеток, сходных с лимфоцитами. Быстро образующиеся в железе тимоциты переходят в кровяное русло, попадают во все части тела и в конце концов задерживаются в лимфатических узлах и селезенке; в дальнейшем они могут в любое время превращаться в плазматические клетки. У животного, у которого зобная железа была удалена сразу после рождения или раньше, лимфатические узлы остаются недоразвитыми, в циркулирующей крови очень мало лимфоцитов и организм неспособен вырабатывать антитела ко многим антигенам. Наряду с недостаточностью *гуморального иммунитета* (т. е. антител, циркулирующих в крови) у такого животного недостаточно эффективен и *клеточный иммунитет*, так что ему можно с успехом пересаживать ткани от особей с иной генетической конституцией. Эффективность иммунных механизмов можно повысить, пересадив такому животному кусочек зобной железы. Очевидно, эта железа служит очагом размножения лимфоцитов и местом, из которого они

разносятся по всему телу и заселяют лимфатические узлы. Кроме того, зубная железа, по видимому, вырабатывает гормон, регулирующий созревание лимфоцитов.

Из нерешенных вопросов иммунологии следует особо выделить два вопроса: 1) каким образом плазматические клетки могут синтезировать так много различных видов антител — белков с различной последовательностью аминокислот — и вырабатывать специфическое антитело как бы «по заказу» при появлении определенного антигена и 2) почему плазматические клетки данной особи не вырабатывают антитела к ее собственным нативным белкам?

В 30-х и 40-х годах наибольшее внимание привлекла теория, согласно которой антиген каким-то образом доставляет информацию, необходимую для синтеза соответствующего антитела. Согласно этой так называемой *инструктивной* теории, антиген действует как своего рода матрица, на которой окончательно формируется молекула глобулина, так что ее активные участки приобретают конформацию, комплементарную поверхности антигена. Эта теория объясняла специфичность антител различиями в их конформации, а не в последовательности аминокислот, и ее пришлось отвергнуть, когда выяснилось, что в различных антителах последовательность аминокислот различна и что именно от этой последовательности зависит специфичность антител.

Другая теория — теория *клональной селекции* — была выдвинута Бёрнетом в конце 50-х годов. Согласно этой теории, у каждого индивидуума система клеток, вырабатывающих антитела, еще до встречи с антигеном содержит всю информацию, необходимую для синтеза любого из самых разнообразных антител. Антиген не доставляет этим клеткам информацию, а просто отбирает те клетки, которые синтезируют соответствующие ему антитела, и побуждает их к размножению и к усиленной выработке этих антител. Предполагается, что существует много различных видов плазматических клеток, каждый из которых синтезирует антитела одного или нескольких типов.

Клетки, синтезирующие данный вид антител, принадлежат к одному *клатону*, слагающемуся из всех потомков одной родоначальной клетки, которая в результате какого-то случайного процесса приобрела наследственную способность вырабатывать иммуноглобулин с определенной последовательностью аминокислот и реагировать на специфический антиген. Пока этот антиген не появился, клон остается относительно малочисленным. Присутствие антигена стиму-

лирует размножение клона, способного синтезировать соответствующие антитела, и тем самым усиливает выработку в организме определенных специфических иммуноглобулинов. Эта теория привлекательна тем, что при этом нет необходимости допускать какой-то особый механизм синтеза иммуноглобулинов; их пептидные цепи с определенной последовательностью аминокислот могут синтезироваться на рибосомах совершенно так же, как цепи всех других белков.

Еще не ясно, однако, каким образом специфические антигены и соответствующие им клоны плазматических клеток «распознают» друг друга и как это «узнавание» приводит к размножению этих клонов.

Анализ последовательностей аминокислот в иммуноглобулинах показал, что как в тяжелых, так и в легких цепях имеются «постоянные» и «изменчивые» участки (рис. 353). Одни участки одинаковы во всех γ G-иммуноглобулинах, а другие различны и специфичны для каждого вида антител. Если принять теорию клональной селекции, то для передачи по наследству иммуноглобулина требуется всего лишь несколько структурных генов. Последующие соматические мутации в различных клонах могли бы обеспечить дифференцировку генетического материала, необходимую для кодирования структуры всех разнообразных антител, которые могут вырабатываться у данного индивидуума. Эта теория позволила бы также объяснить естественный иммунитет, но она не дает возможности понять, почему способность к синтезу антител, обладающих различной специфичностью, появляется в процессе развития в определенной временной последовательности, а не случайным образом. Теория клональной селекции подразумевает, что каждая плазматическая клетка синтезирует лишь один вид антител; однако ряд экспериментов показал, что она может иногда синтезировать и различные антитела. Таким образом, представление о существовании различных клеточных клонов, каждый из которых реагирует лишь на один или несколько антигенов, еще не подтверждено. Была выдвинута сходная гипотеза о том, что существует один ген *C*, контролирующий синтез той части молекулы, которая одинакова во всех иммуноглобулинах, и один или относительно небольшое число генов *V*, кодирующих структуру той части пептидной цепи, которая в разных антителах различна. Рекомбинация определенного гена *V* с геном *C* дает ген *VC*, при транскрипции которого образуется информационная РНК для синтеза специфического иммуноглобулина.

До сих пор мы говорили о «гуморальных» антителах, циркулирующих в плазме крови. Однако существуют также антитела, которые находятся внутри клеток, где они, видимо, и синтезируются; эти антитела составляют основу *тканевого иммунитета*, с которым связаны явления повышенной чувствительности и иммунологической толерантности.

Если взять клетки от одного взрослого животного (донора) и впрыснуть или пересадить их другому (реципиенту), то трансплантированные клетки будут некоторое время расти на новом месте, но вскоре, самое большее через несколько недель, отомрут. Если сделать тому же реципиенту вторую пересадку от того же донора, новый трансплантат отомрет значительно раньше. Это ускоренное отторжение трансплантата — так называемая *вторичная реакция* — специфично в отношении донора; если тому же реципиенту пересадить кусочек кожи от другого донора, генетически не родственного первому, то он вызовет лишь первичную реакцию и отомрет только через несколько недель. Способность организма быстро разрушать второй трансплантат, взятый от того же вида животных, что и первый, приобретает в результате контакта ткани хозяина с тканью донора. При этом для развития вторичной реакции на кожный трансплантат не обязательно, чтобы и в первый раз была пересажена кожа: такой же эффект может дать инъекция взвеси каких-нибудь других клеток, например клеток селезенки, от того же донора. Успешное приживание ткани происходит только при пересадках между однойцовыми близнецами или представителями высокоинбредных, генетически однородных линий.

Однако если взять клетки от *зародыша* мыши линии А и инъектировать их новорожденному мышонку линии В (последний будет развиваться нормально), а затем, когда этот мышенок станет взрослым, трансплантировать ему кожу или другие ткани от мышей линии А, то трансплантат приживется. В таких случаях говорят, что у мышонка развилась *иммунологическая толерантность*. Если на животное действует какой-либо антиген еще до того, как у него выработалась способность реагировать на этот антиген образованием антител, то развитие этой способности задерживается. В случае постоянного воздействия данного антигена способность к образованию соответствующих антител не возникает вовсе; при этом на другие антигены организм животного реагирует нормально и вырабатывает антитела. Например, у новорожденного крольчонка после инъекции бычьего сывороточного альбумина антитела к нему не

вырабатываются. Позже, спустя несколько месяцев, тому же кролику можно впрыснуть большее количество бычьего альбумина, но антитела по-прежнему вырабатываться не будут, хотя у нормального кролика в этом возрасте легко образуются антитела к бычьему сывороточному альбумину. Такого рода иммунологическую толерантность можно индуцировать только у плода или новорожденного животного.

Трансплантационный иммунитет определяется генетической конституцией реципиента и донора. Гены, ответственные за синтез антигенов, обуславливающих реакцию на пересаженную ткань, называются *генами тканевой совместимости*. Как показывают генетические эксперименты, у мышей имеется по крайней мере 14 независимо расщепляющихся локусов для этих трансплантационных антигенов; у человека число таких антигенов, во всяком случае, не меньше.

С иммунной реакцией в основе своей сходно явление *повышенной чувствительности*, или *аллергии*, наблюдаемое при астме, сенной лихорадке, крапивнице и т. п. Если реакция антиген — антитело происходит в непосредственном контакте с клетками, то могут возникнуть повреждения клеток. Клетки набухают; проницаемость клеточной мембраны изменяется, и в результате из клеток выделяются гистамин и другие вещества. Выделение гистамина в свою очередь может привести к повреждению других тканей. Он вызывает сокращение мышц в стенках бронхиол и расслабление мускулатуры стенок кровеносных сосудов; последнее создает местный отек. При сенной лихорадке реакция антигена с антителом происходит в слизистой носа; возникающий в результате этого местный отек приводит к обильному отделению слизи, т. е. к характерному для сенной лихорадки насморку.

Повышенная чувствительность возникает, когда антиген (*аллерген*) попадает в организм и вызывает образование специфичных к нему антител. Если затем в организм попадает повторная доза антигена (через любой срок, но не менее чем через две недели после первой), происходит реакция антигена с образовавшимся ранее антителом. В случае генерализации аллергической реакции это может привести к таким серьезным вторичным явлениям, как симптомы *анафилаксии*: тошнота, слабость, понижение температуры, судороги и даже смерть. Все это внешние проявления реакции организма на антиген. Явления аллергии, так же как и иммунитета, отличаются высокой специфичностью в отношении определенных белков.

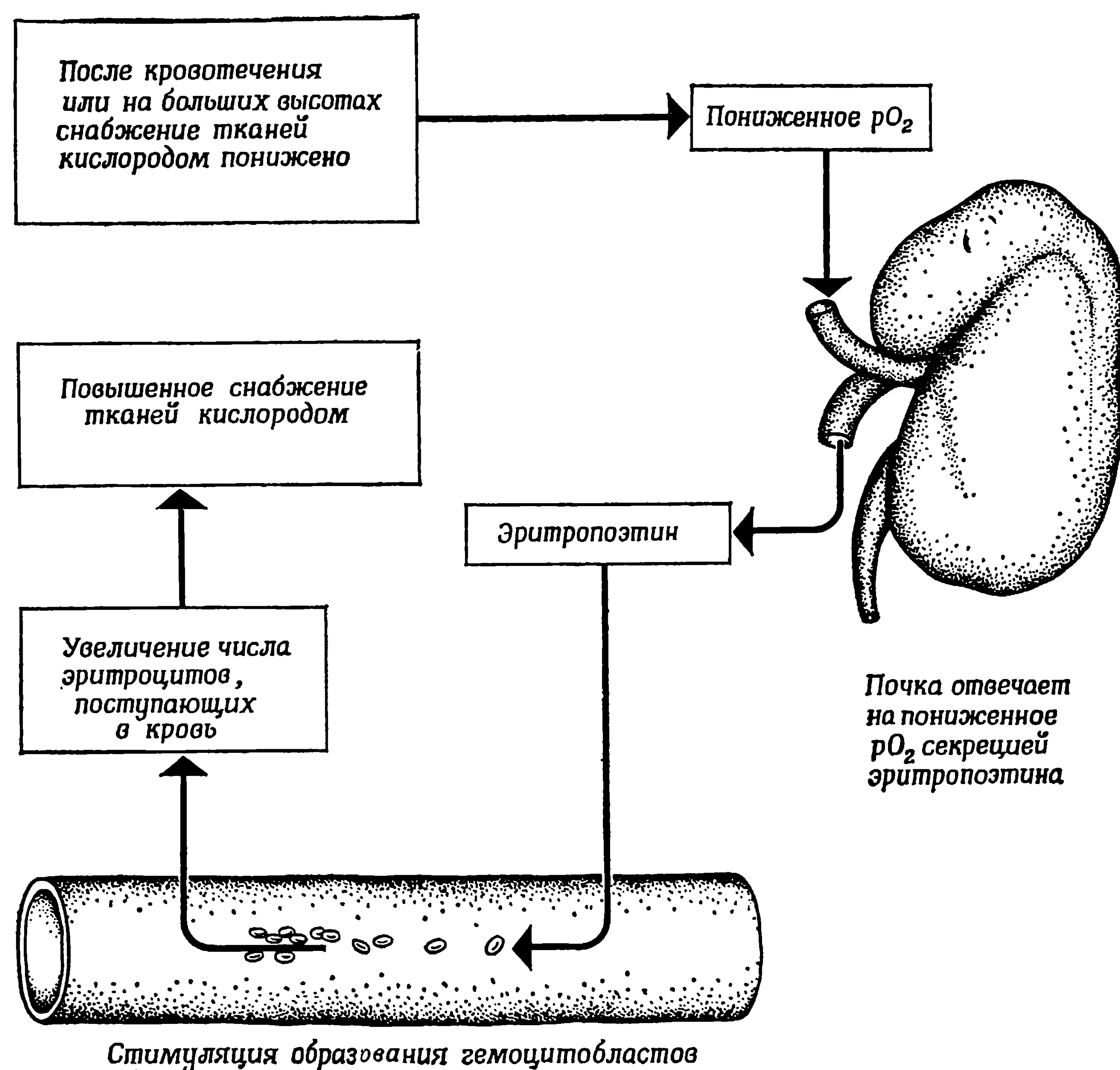


Рис. 356. Схема регуляции образования эритроцитов.

При пониженном напряжении кислорода почка выделяет эритропоэтин, который затем попадает в красный костный мозг и стимулирует там образование гемоцитобластов; это приводит к увеличению числа эритроцитов в крови и лучшему снабжению тканей кислородом

247. РЕГУЛИРОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВА ЭРИТРОЦИТОВ

Для каждого из количественных параметров системы кровообращения имеется один или несколько регуляторных механизмов, которые обеспечивают его относительное постоянство в нормальных условиях и возвращают его к норме, если под влиянием какого-либо внешнего воздействия он отклонился в ту или другую сторону. Постоянство числа эритроцитов служит отличным примером *динамического равновесия*. В нормальных условиях образование новых эритроцитов и разрушение старых происходит с одинаковой скоростью, и поэтому общее число красных кровяных клеток в организме остается постоянным. Скорость образования эритроцитов повышается под действием любого фактора, снижающего количество кислорода, доставляемого тканям. Потеря эритроцитов при кровотечении уменьшает способность крови переносить кислород и ведет к повышенному образованию эритроцитов (рис. 356). При этом стимулом служит не само уменьшение числа эритроцитов: если человек с нормальным числом эритроцитов будет находиться несколько

недель на очень большой высоте над уровнем моря, то число эритроцитов увеличится у него до 6 или 7 млн. на 1 мм^3 . На больших высотах в воздухе содержится меньше кислорода и вследствие этого ткани получают его меньше. Такое же увеличение числа эритроцитов можно получить на уровне моря экспериментально, если поместить человека или животное в камеру, наполненную воздухом с низким содержанием кислорода, но общее давление в которой равно давлению наружного воздуха.

Недостаток кислорода не оказывает прямого стимулирующего действия на красный костный мозг. При пониженном напряжении кислорода почки (а, может быть, также печень и другие ткани) начинают выделять *эритропоэтин*, который попадает с кровью в красный костный мозг и стимулирует там начальную стадию образования эритроцитов — превращение недифференцированных зародышевых клеток в гемоцитобласты. Когда число эритроцитов возвращается к норме, нормальное снабжение тканей кислородом восстанавливается и стимул для выработки эритропоэтина исчезает. Уменьшение количества эритропоэтина ведет к замедлению выработки эритроцитов и тем самым пре-

дотвращает их перепроизводство. Таким образом, число циркулирующих эритроцитов автоматически регулируется потребностью тканей в кислороде, причем посредствующим звеном в этом процессе служит образование эритропоэтина.

248. РЕГУЛИРОВАНИЕ РАБОТЫ СЕРДЦА

Любой функционирующей ткани необходимо в несколько раз больше кислорода и питательных веществ, чем той же ткани в состоянии покоя, и сердце вместе с кровеносными сосудами активно приспосабливается к тому, чтобы удовлетворять возникающие потребности. В периоды интенсивной мышечной работы сердце может перекачивать в 7—8 раз больше крови, чем обычно, увеличивая число сокращений в минуту и объем крови, выбрасываемой при каждом сокращении. Обычно сердце взрослого человека выбрасывает при каждом ударе около 75 мл крови, но эта величина может возрасти до 200 мл. В нормальных условиях объем перекачиваемой сердцем крови регулируется количеством крови, притекающей из вен в правое предсердие. Этот принцип, впервые установленный английским физиологом Э. Старлингом, называют *законом Старлинга*. Вообще же в регуляции работы сердца участвуют как факторы, действующие в самом сердце, так и внешние по отношению к нему факторы. Если сердечная мышца перед сокращением была растянута, то она сократится с большей силой, чем без предварительного растяжения. Когда в предсердие поступает мало крови, мышечные волокна не подвергаются значительному растяжению и сокращаются относительно слабо, но когда крови поступает много и она сильно растягивает предсердие, его мышечные волокна развивают большую силу, выталкивая кровь в желудочек.

Работа сердца находится, кроме того, под нервным контролем: *сосудодвигательный центр* продолговатого мозга, получающий информацию от разнообразных рецепторов, посылает к сердцу импульсы, регулирующие частоту и силу его сокращений (рис. 357). Эти импульсы направляются к сердцу по двум группам нервов, одна из которых принадлежит симпатической, а другая — парасимпатической системе (разд. 277). Импульсы, приходящие по парасимпатическим нервным волокнам, ослабляют работу сердца, а приходящие по симпатическим волокнам — усиливают ее: они ускоряют ритм сердца, увеличивают силу каждого сокращения и повышают объем кровотока через *коронарные* (венечные) сосуды, снабжающие

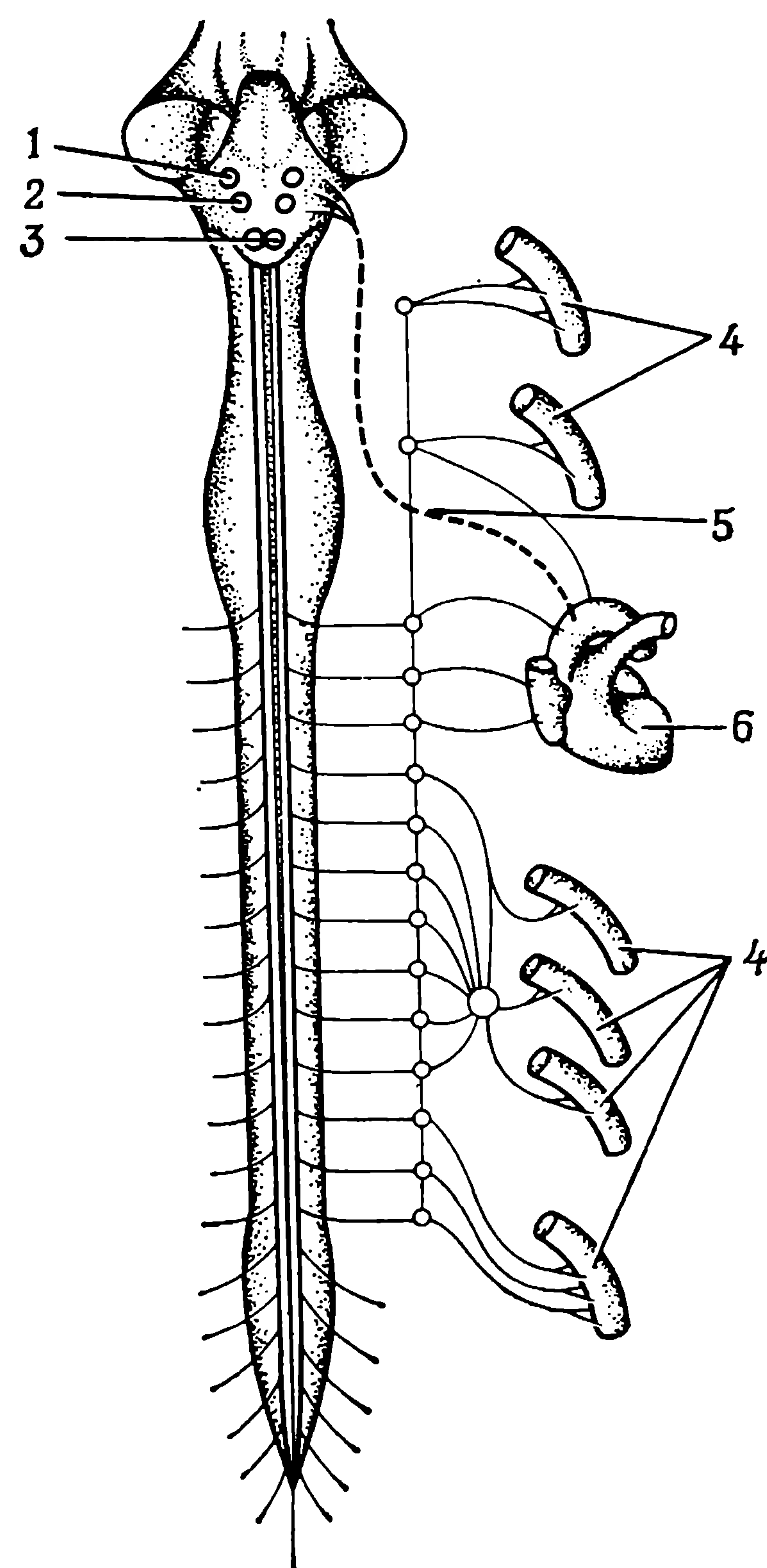


Рис. 357. Центр кровообращения в продолговатом мозге и его связи с кровеносной системой, проходящие через симпатический и парасимпатический отделы нервной системы.

1 — сосудосуживающий центр; 2 — центр стимуляции сердечной деятельности; 3 — центр торможения сердечной деятельности; 4 — кровеносные сосуды; 5 — блуждающий нерв; 6 — сердце.

кровью сердечную мышцу. Обе группы нервных волокон оканчиваются в синусном узле и уменьшают или увеличивают частоту импульсов, которые этот узел посылает по волокнам Пуркинье. При наполнении полой вены и правого предсердия кровью стенки их растягиваются, и это вызывает раздражение находящихся в них рецепторов (окончаний чувствительных нервов); последние посылают импульсы в сосудодвигательный центр, и сердце начинает сокращаться быстрее. Напротив, при растяжении стенок аорты и сонных артерий чувствительные нервы передают в сосудодвигательный центр импульсы, замедляющие работу сердца.

Действие этих регуляторов с обратной связью увеличивает частоту сердечных сокращений во время мышечной работы. При сокращении скелетных мышц увеличивается приток к сердцу венозной крови, и растяжение поллой вены и правого предсердия возбуждает находящиеся в них рецепторы растяжения. Импульсы рецепторов

поступают в сосудодвигательный центр в мозгу, который стимулирует сердце. Как только ритм сердечных сокращений ускоряется, количество крови в аорте и сонных артериях увеличивается и растяжение их стенок стимулирует местные рецепторы растяжения. Их возбуждение ведет к увеличению потока импульсов к синоатриальному узлу, в результате чего ритм сердечных сокращений замедляется. Эта сложная регуляторная система обеспечивает полное соответствие ритма сердечных сокращений метаболическим потребностям организма и в то же время предотвращает чрезмерную реакцию, так как ускоренный сердечный ритм стимулирует рецепторы растяжения в дуге аорты, что в свою очередь замедляет сердечный ритм.

Рецепторы *каротидного клубочка* реагируют на любое снижение концентрации кислорода в артериальной крови, и это ведет к учащению сердечного ритма. Другие рецепторы сигнализируют о повышенном содержании CO_2 или о повышении температуры крови, и это тоже приводит к ускорению работы сердца.

249. РЕГУЛИРОВАНИЕ КРОВотоКА

Приток крови к тому или иному органу в любой данный момент удивительно хорошо соответствует потребности этого органа в кислороде и питательных веществах. Система регуляторных приспособлений изменяет кровоснабжение каждой ткани соразмерно с ее изменяющимися нуждами. Объем кровотока зависит главным образом от давления, проталкивающего кровь через сосуды, и *сопротивления*, которое оказывают более мелкие сосуды протеканию по ним крови.

Количество крови, перекачиваемой сердцем за 1 мин, — так называемый *минутный объем сердца* — составляет в покое 5 л, а при энергичной физической работе может достигать 30 л. В табл. 13 приведены объемы крови, протекающие за 1 мин через различные органы и ткани тела. Как видно из таблицы, в покое печень, почки и головной мозг получают соответственно 27, 22 и 14% всей крови, перекачиваемой сердцем, а на долю мышц приходится всего лишь 15% крови. Но при физической работе почти все добавочное количество посылаемой сердцем крови направляется к скелетным мышцам и они получают теперь уже 75% всей крови.

Скорость циркуляции крови в организме не всегда одинакова. Кровь движется быстро в артериях (в наиболее крупных со скоростью около 500 мм/с), несколько медленнее в венах (в крупных венах со скоростью около 150 мм/с) и совсем медленно в капиллярах (менее 1 мм/с).

ТАБЛИЦА 13

Количество крови, получаемое различными органами человека в покое, при минутном объеме сердца 5 л

Орган или ткань	Объем кровотока	
	мл/мин	% от общего кровотока
Головной мозг	700	14
Сердце	200	4
Бронхи	100	2
Почки	1100	22
Печень	1350	27
через воротную вену	(1050)	(21)
через печеночную артерию	(300)	(6)
Скелетная мускулатура	750	15
Кости	250	5
Кожа (в прохладную погоду)	300	6
Щитовидная железа	50	1
Надпочечники	25	0,5
Прочие ткани	175	3,5
Всего	5000	100,0

Различия в скорости зависят от суммарного поперечного сечения сосудов. Если жидкость течет из одной трубки в другую, диаметр которой больше, то скорость течения в широкой трубке будет меньше. Когда кровь течет через последовательный ряд сосудов разного диаметра, соединенных своими концами, скорость ее движения всегда обратно пропорциональна площади поперечного сечения сосуда в данном участке.

Кровеносная система устроена таким образом, что одна крупная артерия (аорта) разветвляется на большое число артерий средней величины, которые в свою очередь ветвятся на тысячи мелких артерий (*артериол*), распадающихся затем на множество капилляров. Каждая из ветвей, отходящих от аорты, уже самой аорты, но этих ветвей так много, что *суммарное* поперечное сечение их больше сечения аорты, а поэтому скорость течения крови в них соответственно ниже. По приблизительной оценке, общая площадь поперечного сечения всех капилляров тела примерно в 800 раз больше площади сечения аорты. Следовательно, скорость течения крови в капиллярах примерно в 800 раз меньше, чем в аорте. На другом конце капиллярной сети капилляры сливаются в мелкие вены (*венулы*), которые соединяются между собой, образуя все более и более крупные вены. При этом суммарная площадь поперечного сечения постепенно уменьшается, а скорость тока крови возрастает.

Поскольку сердце проталкивает кровь в артерии только во время систолы желудочков, кровь движется в артериях неравномерно: бы-

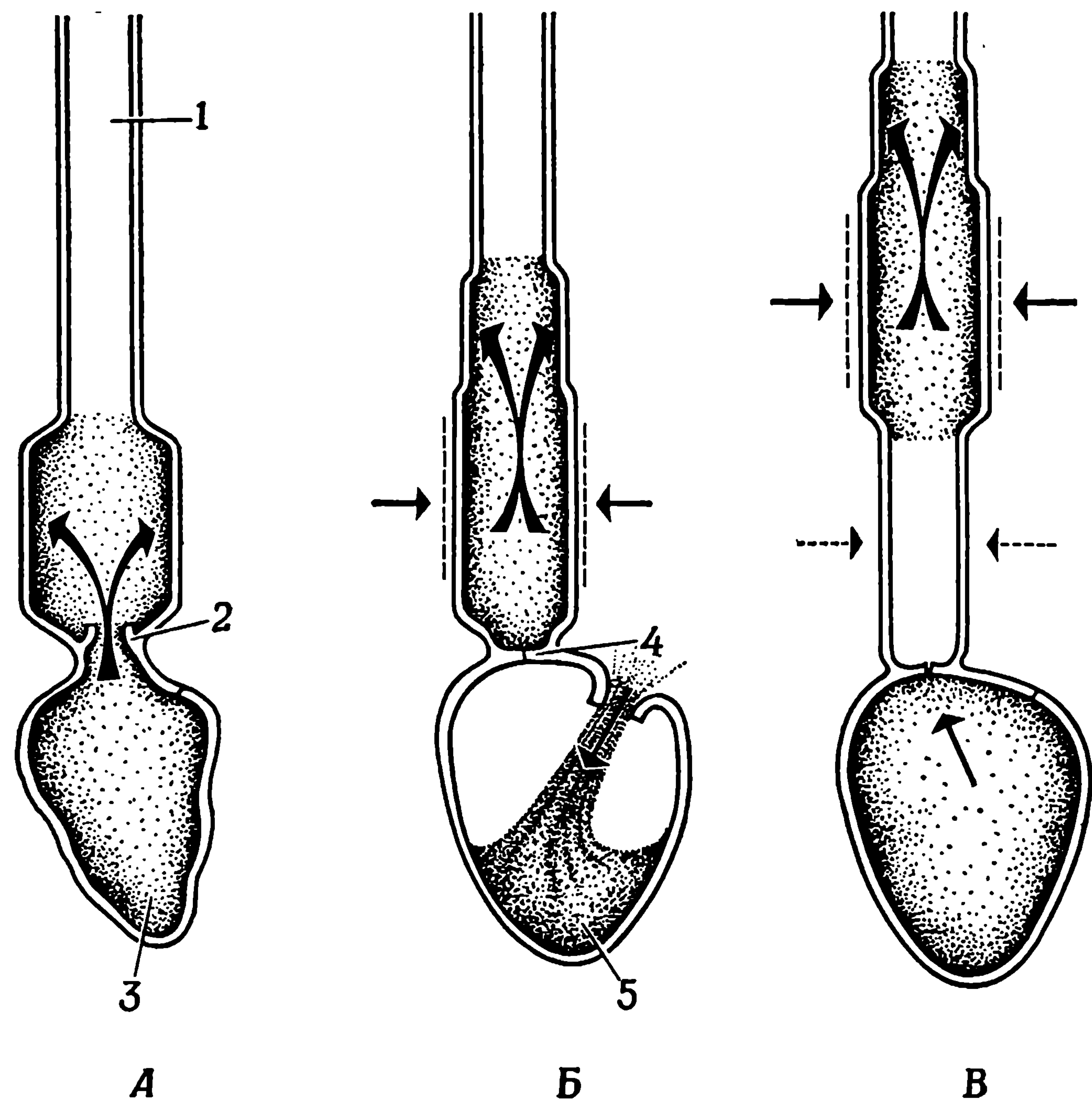


Рис. 358. Схема движения крови из желудочка по артерии эластического типа (для простоты показаны лишь один желудочек и одна артерия, а растяжение артериальной стенки преувеличено).

А. При сокращении желудочка кровь проталкивается через полулунный клапан и стенка начальной части аорты растягивается. Б. Когда желудочек расслабляется и начинает наполняться для нового сокращения, полулунный клапан закрывается, а расширенный участок аорты сжимается, вызывая растяжение следующего участка. В. Пульсовая волна расширения и сжатия переходит на следующий участок аорты. 1 — аорта; 2 — клапан открыт; 3 — сокращающийся желудочек; 4 — клапан закрыт; 5 — желудочек, наполняющийся кровью.

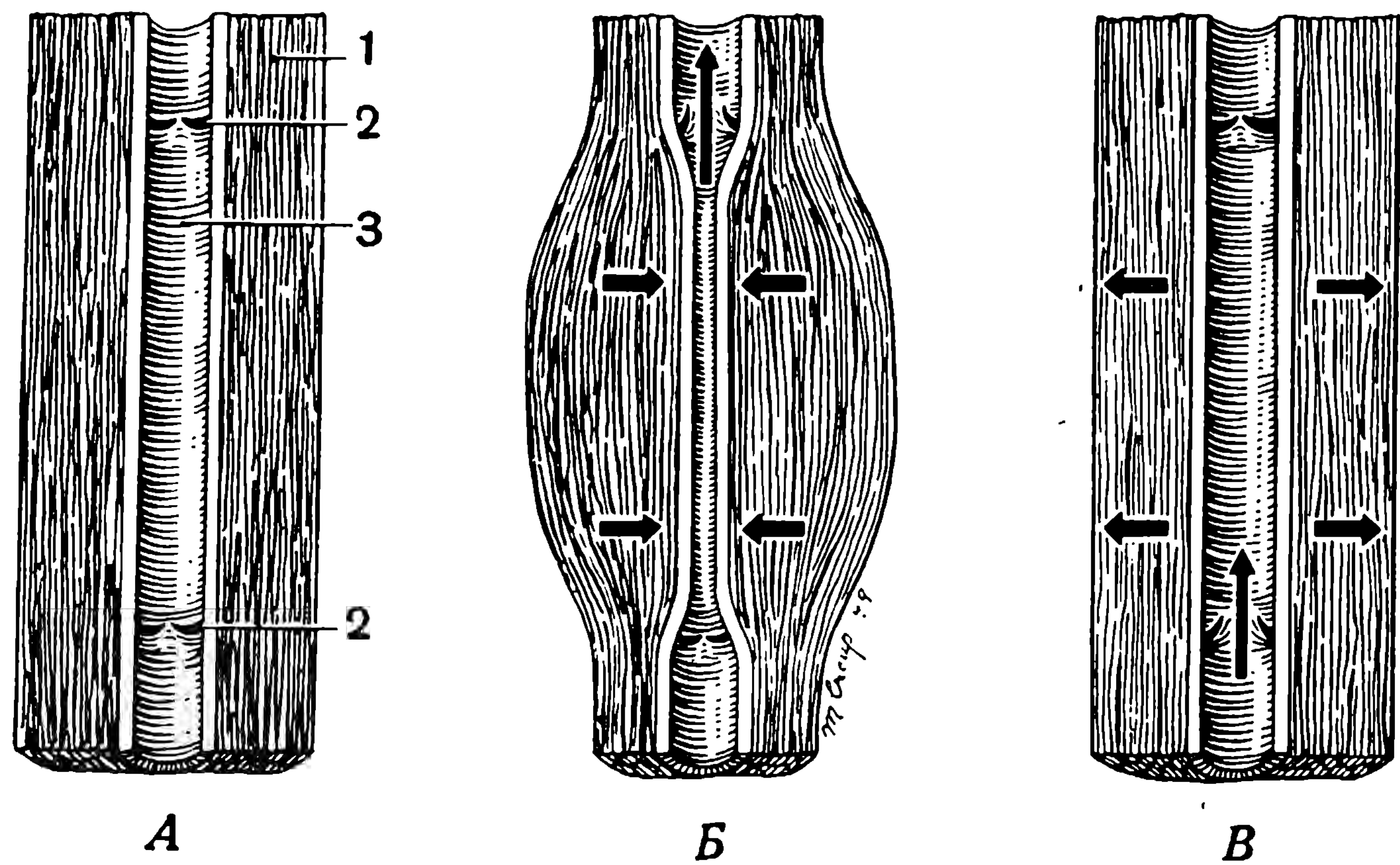


Рис. 359. Действие скелетных мышц, помогающее движению крови по венам.

А. Мышцы в покое. Б. Мышцы при сокращении утолщаются, сжимая вены и проталкивая кровь к сердцу; нижний клапан препятствует обратному току крови. В. После расслабления мышц вена расширяется и наполняется кровью снизу; верхний клапан препятствует обратному току крови. 1 — мышца; 2 — клапан; 3 — вена.

стро, когда желудочки сокращаются, и медленно в остальное время. Когда полулунные клапаны закрыты, кровь в ближайшем к сердцу участке аорты неподвижна, но в артериях, более удаленных от сердца, движение крови в промежутках между систолами не прекращается. В артериолах колебания скорости течения крови выражены слабее; в капиллярах скорость течения крови почти постоянна, так что перенос веществ происходит непрерывно. Этот переход от пульсирующего тока крови в артериях к непрерывному течению ее в капиллярах возможен благодаря упругости стенок артерий. Сила сокращения желудочков производит двоякую работу: она, во-первых, проталкивает кровь вперед и, во-вторых, растягивает стенки артерий в ширину и в длину (рис. 358). Во время диастолы растянутые стенки сокращаются и выжимают кровь вперед. Кровь не может течь назад, так как полулунные клапаны уже закрыты. Сокращение артериальной стенки непосредственно около сердца приводит к растяжению следующего участка аорты или легочной артерии, который в свою очередь сжимается, растягивая третий участок, и т. д. Это поочередное растяжение и сжатие распространяется вдоль артериальной стенки со скоростью от 7 до 8 м/с и представляет собой то, что мы называем *пульсом*. Кровь внутри артерии течет гораздо медленнее, со скоростью около 500 мм/с.

Двигать кровь по венам сердцу помогают сокращения скелетных мышц и дыхательные движения. Большинство вен окружено скелетными мышцами, которые, сокращаясь, сжимают вены (рис. 359). Когда мышцы расслабляются, сдавленный участок вены вновь наполняется кровью, которая может прийти только со стороны капилляров. Этот механизм «выжимания» крови из капилляров играет особенно важную роль в возвращении крови к сердцу из ног против действия силы тяжести. Если человек некоторое время стоит неподвижно, тканевая жидкость стремится задержаться в ногах, что приводит к набуханию (отеку). Во время ходьбы сокращение мускулатуры ног заставляет кровь двигаться по венам, и это уменьшает возможность отека ступней и лодыжек. При дыхании мышцы грудной клетки и диафрагма сокращаются, увеличивая объем грудной полости; давление в ней становится ниже наружного давления, и это заставляет воздух входить в легкие. Во время вдоха понижается и давление в венах грудной области; кровь входит в эти вены и в предсердия по той же причине, по которой воздух проходит в легкие.

Эти два фактора играют важную роль в приспособлении кровеносной системы к повышен-

ным потребностям тканей в кровоснабжении во время физической работы. В это время как «выжимающее» действие мышц на вены, так и дыхательные движения значительно усиливаются и в предсердия поступает больше крови. Согласно закону Старлинга, чем больше объем крови, приходящей в сердце, тем сильнее растягивается сердечная мышца, тем сильнее сокращается сердце и тем больший объем крови оно выбрасывает при каждом своем ударе. Поэтому сокращения мышц при физической работе, сопровождающейся повышенной потребностью в питательных веществах и кислороде, частично помогают кровеносной системе удовлетворить эту возросшую потребность.

Поступление крови в ту или иную часть тела регулируют гладкие мышечные волокна, находящиеся в стенках артерий и артериол (рис. 360); сокращаясь, они могут уменьшать внутренний диаметр артерии в 3—5 раз по сравнению с его величиной в полностью расслабленном состоянии. А поскольку сопротивление сосуда движению крови обратно пропорционально 4-й степени его диаметра, оно может при этом возрастать в 100—1000 раз по сравнению с минимальной величиной.

Гладкую мускулатуру артерий иннервируют две группы нервов. Увеличение числа импульсов в одной группе нервных волокон заставляет мускулатуру сокращаться и уменьшать диаметр артериол, что ведет к уменьшению кровоснабжения данного органа или данной части тела. Увеличение числа импульсов во второй группе волокон вызывает расслабление мускулатуры, увеличение просвета артериол и усиление притока крови к органу. Обычно эта мускулатура находится в частично сокращенном состоянии, зависящем от баланса между теми и другими нервными импульсами. Таким образом, артериолы действуют как своего рода клапаны, регулирующие количество крови, получаемой каждым органом. Состояние гладкой мускулатуры стенок артериол зависит также от местной концентрации CO_2 и от гормона *адреналина*, выделяемого корой надпочечников. При высокой интенсивности обмена веществ в ткани головного мозга возрастающее количество CO_2 действует непосредственно на гладкую мускулатуру, вызывая ее расслабление и тем самым увеличение притока крови к активной ткани. В большинстве других тканей фактором, усиливающим кровоток, служит не повышение концентрации CO_2 , а уменьшение количества кислорода. Адреналин вызывает расслабление стенок артериол, обслуживающих скелетные мышцы, и в то же время сжатие артериол, снабжающих внутренние органы —

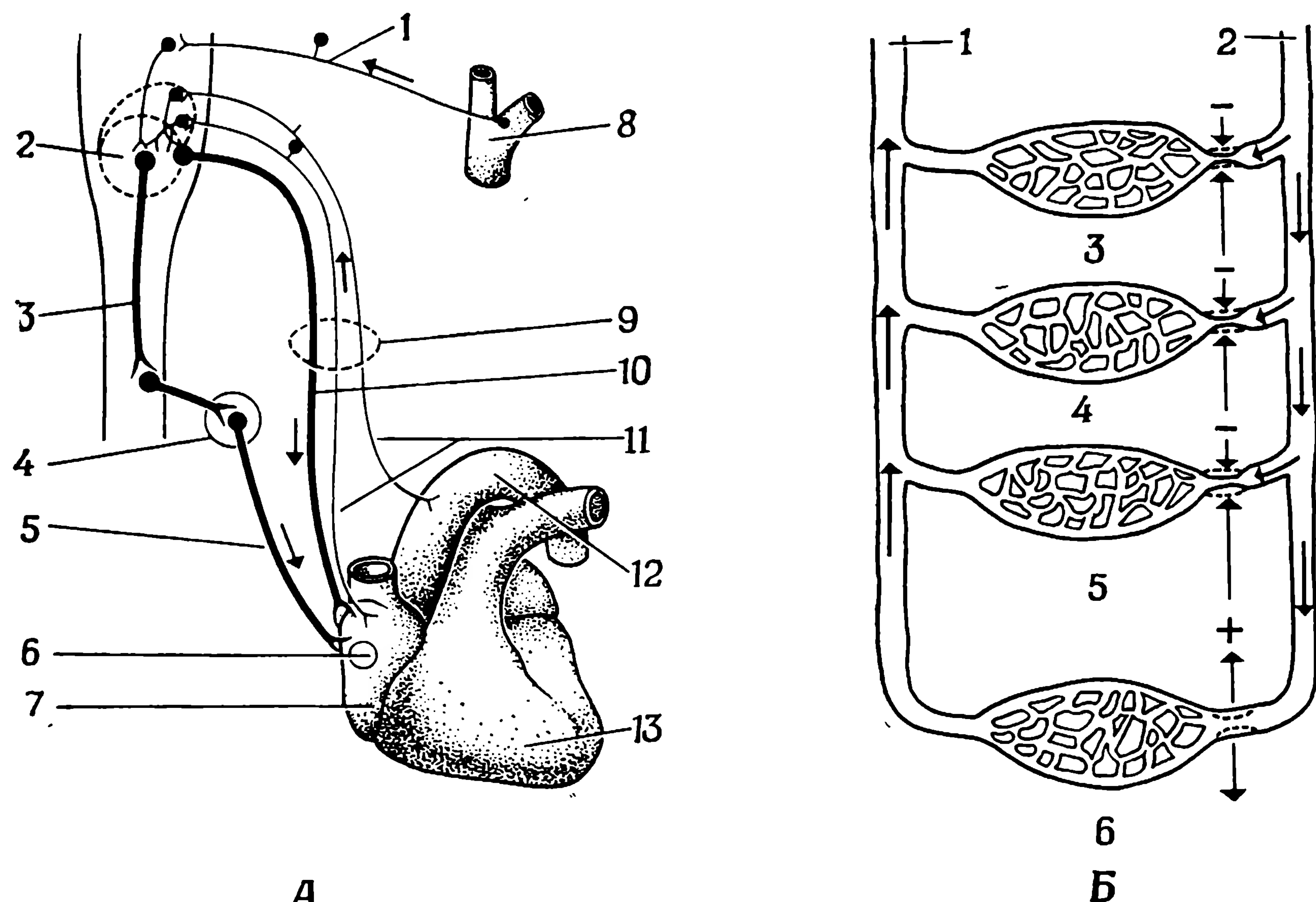


Рис. 360. Схема рефлексорной регуляции сокращений сердца и кровоснабжения различных частей тела во время мышечной работы.

А. Нервные связи, обеспечивающие увеличение объема выбрасываемой сердцем крови во время физической работы. 1 — чувствительный нерв от хеморецептора; 2 — сосудодвигательный центр в продолговатом мозге; 3 — спинной мозг; 4 — шейный ганглий; 5 — симпатический нерв (ускоряющий ритм сердца); 6 — синусный узел; 7 — правое предсердие; 8 — каротидный клубочек у места разветвления общей сонной артерии; 9 — блуждающий нерв; 10 — нерв, замедляющий ритм сердца (парасимпатический); 11 — рецепторы давления; 12 — дуга аорты; 13 — желудочки. Б. Перераспределение кровотока. Сокращение гладкой мускулатуры в стенках артериол желудка, селезенки и кишечника (—) ведет к уменьшению просвета этих сосудов, а тем самым и притока крови к перечисленным органам; расслабление мускулатуры в стенках артериол скелетных мышц (+) увеличивает их просвет, а тем самым и кровоснабжение мышечной ткани. 1 — вена; 2 — аорта; 3 — капилляры желудка; 4 — капилляры селезенки; 5 — капилляры кишечника; 6 — капилляры скелетных мышц.

желудок, кишечник и печень, в результате чего приток крови к скелетной мускулатуре сильно увеличивается. Эти вещества действуют независимо от нервов, причем в равной мере как на нормальные артериолы, так и на сосуды с прерванными нервными связями.

250. РЕГУЛИРОВАНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

У птиц и млекопитающих система кровообращения выполняет добавочную функцию: участвует в поддержании постоянной температуры тела. Вода обладает большой теплоемкостью, и это помогает выравнивать температуру всего тела путем переноса тепла из участков с высокой интенсивностью обмена (печень, почки, головной мозг, а во время физической работы и мышцы) в участки, где возможна отдача тепла окружающей среде (кожа).

Под самой поверхностью кожи находится обширное *венозное сплетение*, и количество проходящей через него крови может резко колебаться в результате сужения или расширения

артерий, снабжающих его кровью. При большом притоке крови к коже значительное количество тепла переносится от внутренних органов к поверхности тела, где происходит его отдача путем излучения и испарения пота. В некоторых участках кожи имеются специальные *артерио-венозные анастомозы*, по которым кровь может переходить из артерий прямо в венозное сплетение, минуя капиллярную сеть. Эти анастомозы, которых больше всего в кистях рук, ступнях ног и ушных раковинах, могут открываться и пропускать много крови в венозные сплетения кожи. Когда такой участок подвергается воздействию холода, столь большое увеличение притока крови позволяет хорошо обогреть его, предохраняя ткани от замерзания.

Нервные центры, регулирующие температуру тела, находятся в передней части гипоталамуса (разд. 270). Здесь имеется группа нейронов, способных непосредственно реагировать на температуру; они посылают больше импульсов, когда температура крови повышается, и

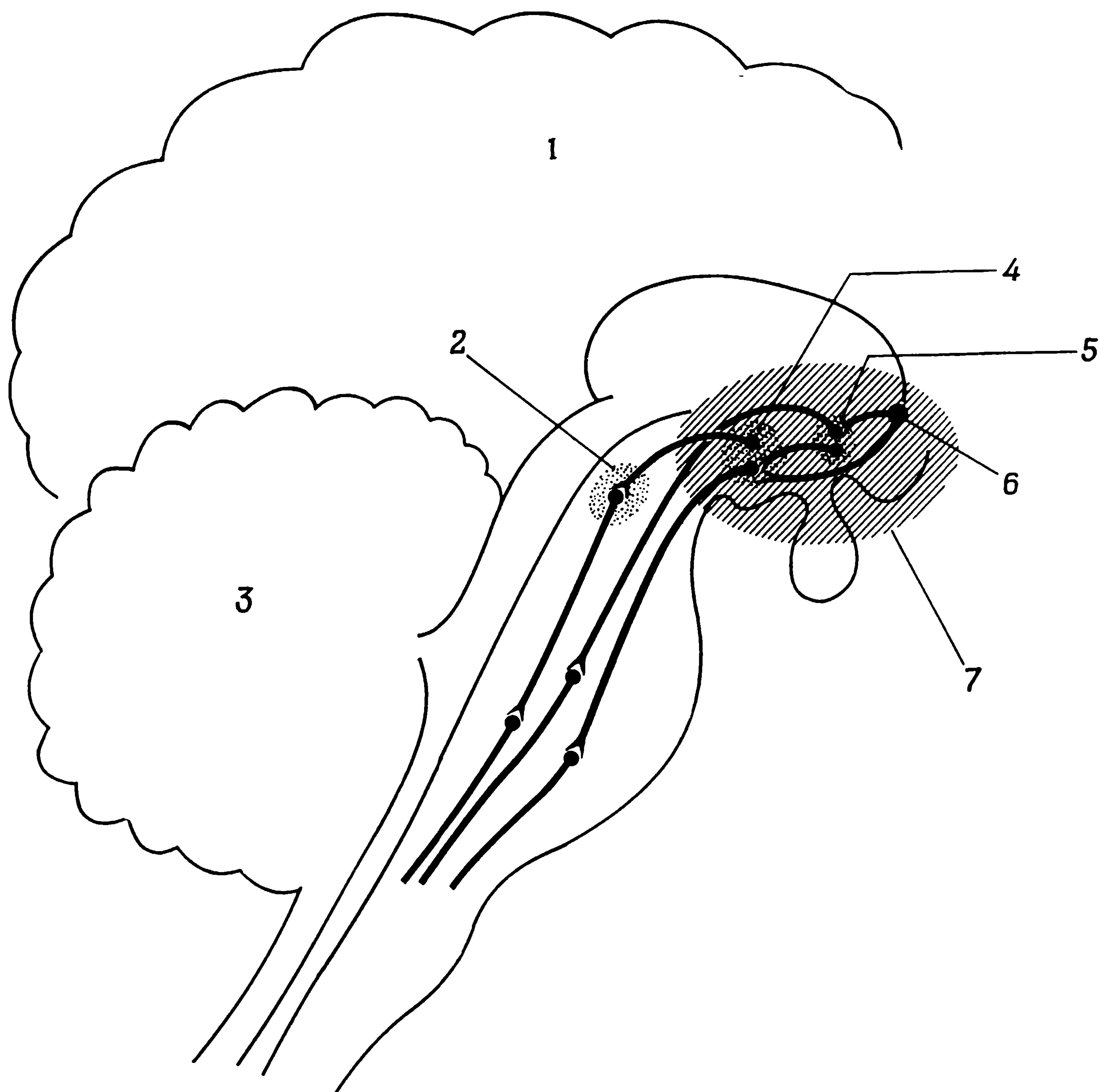


Рис. 361. Центры, участвующие в терморегуляции.

В преоптическом центре имеются нейроны, реагирующие на изменения температуры; центр теплоотдачи вызывает расширение сосудов, потоотделение и понижение мышечного тонуса; центр теплопродукции вызывает сужение сосудов и дрожь, повышает интенсивность обмена и уменьшает потоотделение. Импульсы, повышающие тонус мышц и возбуждающие дрожь, проходят через красное ядро (в области варолиева моста). 1 — большие полушария; 2 — красное ядро; 3 — мозжечок; 4 — центр теплопродукции; 5 — центр теплоотдачи; 6 — преоптический центр (чувствительный к изменениям температуры); 7 — гипоталамус.

меньше — когда она понижается (рис. 361). Импульсы из этого центра направляются к другим центрам гипоталамуса, регулирующим интенсивность образования и отдачи тепла. В гипоталамусе было найдено два таких центра, один из которых, передний, регулирует скорость теплоотдачи, а другой, лежащий позади от него, — скорость теплопродукции.

Если температура крови падает ниже нормального уровня, центр теплопродукции возбуждается и в свою очередь активирует различные механизмы, способствующие сохранению и образованию тепла. Кровеносные сосуды кожи сжимаются, что снижает передачу тепла коже и потерю его путем излучения. Интенсивность клеточного метаболизма возра-

стает, и в тканях образуется больше тепла. Особый сложный механизм вызывает быстрое циклическое сокращение и расслабление определенных мышц («дрожь»). Пучки мышечных волокон, находящиеся у основания каждого волоса, сокращаются и приподнимают шерсть, что повышает ее теплоизолирующее действие. Если же температура крови, поступающей в гипоталамус, оказывается выше нормальной, тогда возбуждается лежащий в его передней части центр теплоотдачи, который посылает импульсы, противодействующие накоплению тепла в организме. Эти импульсы вызывают расширение сосудов, снижение интенсивности обмена и уменьшение мышечного тонуса; кроме того, могут включиться еще два механизма

теплоотдачи — *потоотделение* и частое короткое дыхание с открытым ртом.

Активность потовых желез находится под контролем центра теплоотдачи. Испарение пота с поверхности кожи отнимает у организма столько тепла, сколько его требуется для превращения соответствующего количества жидкой воды в водяной пар. Некоторые животные реагируют на перегревание тела учащенным поверхностным дыханием; при этом через дыхательные пути проходит большой объем воздуха, что усиливает испарение влаги и облегчает теплоотдачу. У собак и многих других животных с очень слабо развитым механизмом потоотделения это основной способ охлаждения тела в жару.

251. РЕГУЛИРОВАНИЕ ДЫХАНИЯ

При физической нагрузке потребление кислорода мышцами и другими тканями может возрасти в 4—5 раз, и поэтому частота и глубина дыхания должны изменяться, приспосабливаясь к изменению потребностей.

Для дыхания необходимо согласованное сокращение множества отдельных мышц; эту координацию осуществляет *дыхательный центр* — специальная группа клеток, лежащая в одном из отделов головного мозга, называемом *продолговатым мозгом*. Из этого центра к диафрагме и межреберным мышцам ритмически посылаются залпы импульсов, вызывающие регулярное и координированное сокращение соответствующих мышц каждые 4 или 5 с. В обычных условиях дыхательные движения совершаются автоматически, без контроля со стороны нашей воли. Конечно, человек может произвольно изменять частоту и глубину дыхания и даже в течение некоторого времени совсем не дышать, однако он не может задержать дыхание на длительное время: автоматический механизм вступает в действие и вызывает вдох. Но когда нервы, идущие к диафрагме (*диафрагмальные нервы*) и межреберным мышцам, перерезаны или повреждены (например, при детском параличе), дыхательные движения прекращаются.

Естественно возникает вопрос: почему дыхательный центр периодически посылает эти залпы импульсов? С помощью ряда экспериментов было установлено, что если связи дыхательного центра со всеми другими частями головного мозга прерваны, т. е. если перерезаны чувствительные нервы и пути, идущие от высших мозговых центров, то дыхательный центр посылает непрерывный поток импульсов и мышцы, участвующие в дыхании, сократившись, остаются

в сокращенном состоянии. Таким образом, дыхательный центр, предоставленный самому себе, вызывает полное сокращение мышц, участвующих в дыхании. Если, однако, либо чувствительные нервы, либо пути, идущие от высших мозговых центров, остались неповрежденными, то дыхательные движения продолжают совершаться нормально. Это означает, что для нормального дыхания необходимо периодическое *торможение* дыхательного центра, с тем чтобы он прекращал посылку импульсов, вызывающих сокращение мышц. Дальнейшие эксперименты показали, что в среднем мозгу имеется *пневмотаксический центр*, лежащий в передней части варолиева моста (рис. 362), который вместе с дыхательным центром образует «реверберирующий круговой путь», лежащий в основе регулирования частоты дыхания. Кроме того, растяжение стенок альвеол во время вдоха стимулирует находящиеся в этих стенках нервные клетки, чувствительные к давлению, и эти клетки посылают в головной мозг импульсы, тормозящие дыхательный центр, что приводит к выдоху.

Дыхательный центр стимулируют или тормозят также импульсы, приходящие к нему по многим другим нервным путям. Сильная боль в любой части тела вызывает рефлекторное учащение дыхания. Кроме того, в слизистой оболочке гортани и глотки имеются рецепторы, которые при их раздражении посылают в дыхательный центр импульсы, тормозящие дыхание. Это важные защитные приспособления. Когда какой-либо раздражающий газ, например аммиак или пары сильных кислот, входит в дыхательные пути, он стимулирует рецепторы гортани, которые посылают в дыхательный центр тормозящие импульсы, и у нас невольно «перехватывает дыхание»; благодаря этому вредное вещество не проникает в легкие. Точно так же, когда в гортань случайно попадает пища, она раздражает рецепторы в слизистой этого органа, заставляя их посылать тормозные импульсы в дыхательный центр. Дыхание мгновенно приостанавливается, и пища не попадает в легкие, где она могла бы повредить нежный эпителий.

При физической работе частота и глубина дыхания должны возрасти, чтобы удовлетворить повышенную потребность организма в кислороде и предупредить накопление CO_2 . Главным фактором, регулирующим дыхание, служит концентрация CO_2 в крови. Повышенное содержание CO_2 в крови, притекающей к головному мозгу, увеличивает возбудимость как дыхательного, так и пневмотаксического центра. Повышение активности первого из них ведет

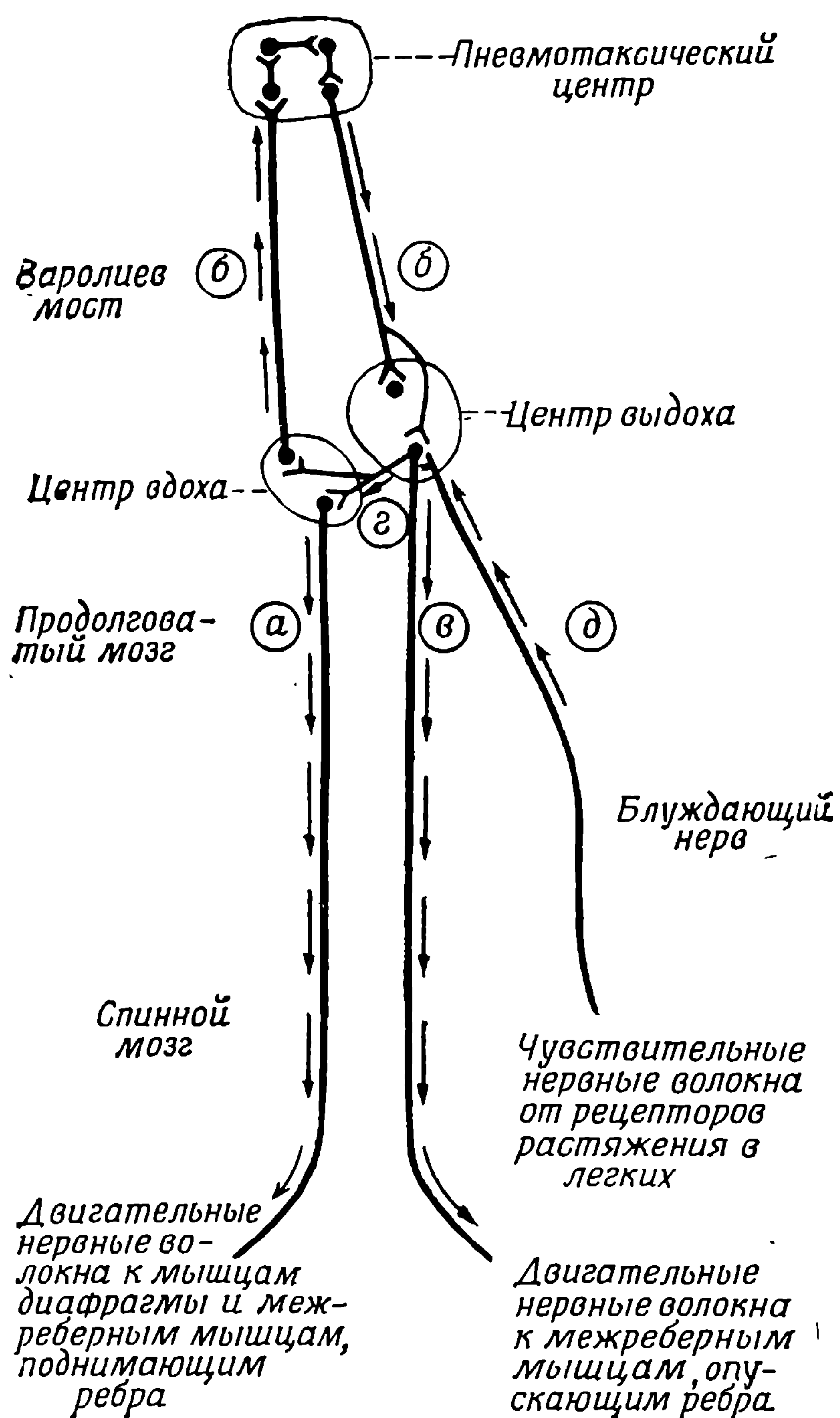


Рис. 362. Схема нервной регуляции дыхания.

a — нервные импульсы, идущие от центра вдоха в продолговатом мозгу, заставляют мышцы диафрагмы сокращаться, а межреберные мышцы поднимать ребра; *б* — другие импульсы подходят к пневмотаксическому центру в варолиевом мосту, проходят по нейронным цепям и в конце концов приходят к центру выдоха в продолговатом мозгу; *в* — центр выдоха возбуждается и посылает импульсы к межреберным мышцам, которые опускают ребра; *г* — другие импульсы приходят в центр вдоха, чтобы затормозить его на короткое мгновение. Когда импульсы от пневмотаксического центра затухают, начинается новый вдох, и весь цикл дыхания повторяется; *д* — кроме того, чувствительные нервные окончания в легких, возбуждаемые растяжением во время вдоха, посылают импульсы по блуждающему нерву, которые стимулируют центр выдоха и тормозят центр вдоха. Этот рефлекс от рецепторов растяжения в легких создает второй механизм обратной связи, обеспечивающий регуляцию дыхательного цикла.

к усиленному сокращению дыхательной мускулатуры, а второго — к учащению дыхания. Когда содержание CO_2 вновь становится нормальным, стимуляция этих центров прекращается и частота и глубина дыхания возвращаются к обычному уровню.

Этот механизм действует и в обратном направлении. Если человек произвольно сделает ряд глубоких вдохов и выдохов, содержание CO_2 в альвеолярном воздухе в крови понизится настолько, что после того, как он перестанет глубоко дышать, дыхательные движения вовсе прекратятся до тех пор, пока уровень CO_2 в крови снова не достигнет нормального. Первый вдох новорожденного младенца вызывается главным образом действием этого механизма. Тотчас после рождения ребенка и отделения его от плаценты содержание CO_2 в его крови начинает повышаться и заставляет дыхательный центр посылать импульсы к диафрагме и межреберным мышцам, которые сокращаются и производят первый вдох. Иногда, если первый вдох новорожденного младенца задерживается, ему в легкие вдувают воздух, содержащий

10% CO_2 , чтобы привести в действие этот механизм.

Опыты показали, что главным фактором, стимулирующим дыхательный центр, служит не уменьшение количества кислорода, а увеличение содержания CO_2 в крови. Если человека поместить в небольшую герметически закрытую камеру, так что ему придется дышать все время одним и тем же воздухом, содержание кислорода в воздухе будет постепенно убывать. Если в камеру поместить, кроме того, химическое вещество, способное быстро поглощать выделяемую CO_2 , с тем чтобы количество ее в легких и в крови не увеличивалось, то частота дыхания возрастет лишь незначительно, даже если эксперимент продолжать до тех пор, пока содержание кислорода не понизится очень сильно. Если же не удалять CO_2 , а дать ей накапливаться, то дыхание резко участится, возникнут неприятные ощущения и чувство удушья. Когда человеку дают дышать воздухом с нормальным количеством кислорода, но с повышенным содержанием CO_2 , опять-таки наблюдается учащение дыхания. Очевидно,

дыхательный центр стимулируется не нехваткой кислорода, а главным образом накоплением CO_2 .

В организме имеется еще один регулирующий механизм, обеспечивающий возникновение реакции на изменения концентрации в крови углекислоты и кислорода. У основания каждой из внутренних сонных артерий находится небольшое вздутие, называемое *каротидным синусом*, которое содержит рецепторы, чувствительные к изменениям химического состава крови. При повышении уровня CO_2 или понижении уровня кислорода эти рецепторы посылают в дыхательный центр нервные импульсы и повышают его активность.

Влияние тренировки. Систематическая тренировка повышает способность организма к выполнению той или иной задачи. Во-первых, мышцы при тренировке увеличиваются в размерах и становятся сильнее (вследствие роста отдельных мышечных волокон, а не увеличения

их числа). Во-вторых, при многократном выполнении того или иного действия человек научается координировать работу мышц и сокращать каждую из них ровно с такой силой, с какой это необходимо для достижения желаемого результата, что ведет к экономии энергии. В-третьих, при этом происходят изменения в сердечно-сосудистой и дыхательной системах. Сердце тренированного физкультурника несколько увеличено и в покое сокращается медленнее. Во время мышечной работы оно перекачивает больший объем крови, причем не столько за счет учащения сокращений, сколько за счет большей силы каждого сокращения. Кроме того, атлет дышит медленнее и глубже, чем обычный человек, и при физической нагрузке количество проходящего через его легкие воздуха повышается главным образом не за счет учащения дыхания, а за счет увеличения его глубины, т. е. та же цель достигается более эффективным способом.

ГОМЕОСТАЗ И УДАЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ОБМЕНА

В ходе обменных процессов, связанных с использованием питательных веществ, которые необходимы для получения энергии и для роста и поддержания жизнедеятельности клеток, образуются различные отходы, которые должны выводиться из организма. В процессах синтеза и расщепления белков, нуклеиновых кислот и других азотсодержащих соединений, непрерывно идущих в организме, образуются аммиак, мочеви́на, мочевая кислота и креатинин — токсичные азотистые продукты, которые в случае накопления их в организме нарушали бы нормальное течение обмена веществ. У позвоночных для удаления этих продуктов из крови и тканей служат *почки*, а у других животных — выделительные органы иных типов. Хотя выведение азотистых продуктов обмена, несомненно, составляет важную функцию почек, главная роль этих органов заключается в регуляции объема и химического состава крови и других жидкостей тела. Диапазон условий, в которых клетки могут жить и функционировать, необычайно узок. Поэтому в процессе эволюции выработалось множество различных приспособлений, поддерживающих определенный состав внутренней жидкой среды, необходимый клеткам данного организма. Этот принцип кратко сформулирован в известном афоризме Клода Бернара: «Постоянство внутренней среды есть условие свободной жизни». Иными словами, для того чтобы организм мог существовать в изменяющихся внешних условиях, он должен быть способен регулировать состав своей внутренней жидкой среды. Для обозначения этой тенденции к поддержанию постоянства внутренней среды Уолтер Кэннон ввел термин *гомеостаз*.

Почки позвоночных и выделительные органы большинства других животных не только удаляют азотистые продукты обмена, но также регулируют объем жидкостей тела (т. е. содержание воды в организме) и концентрацию солей, кислот, оснований и органических веществ в этих жидкостях. Выводя из организма одни вещества и оставляя в нем другие, почки

поддерживают постоянство состава крови и других внутренних жидкостей, столь необходимое для длительного нормального функционирования клеток.

Кожа, легкие и пищеварительный тракт тоже обладают экскреторными (выделительными) и регуляторными функциями. Легкие удаляют из организма углекислоту и отчасти воду, печень выделяет в кишечный тракт желчные пигменты; через пищеварительный тракт выводятся также некоторые катионы, например железо и кальций. Потовые железы кожи служат прежде всего для регуляции температуры тела путем испарения воды с поверхности кожи, но при этом попутно выделяют также около 5—10% таких продуктов обмена, как мочеви́на. Пот и моча качественно сходны по своему составу, но в поте соответствующие компоненты содержатся в гораздо более низкой концентрации: твердых веществ в нем примерно в 8 раз меньше. У человека объем выделяемого пота варьирует приблизительно от 500 мл в прохладный день по 2—3 л в жаркую погоду. Установлено, что, выполняя тяжелую физическую работу при высокой температуре, некоторые люди выделяют до 4 л пота за один час!

252. ЭКСКРЕЦИЯ И ГОМЕОСТАЗ У РАСТЕНИЙ

Растения в отличие от животных выделяют лишь небольшие количества азотистых продуктов обмена. Поскольку растения, если не считать нескольких насекомоядных видов, не потребляют в пищу белки и не производят мышечной работы (это два основных источника азотистых отходов у животных), общее количество азотистых «шлаков» у них невелико и эти шлаки могут быть выведены в форме аммиака путем диффузии через устьица. Многие отходы метаболизма, выделяемые животными, используются растениями для синтеза новых белков и нуклеиновых кислот.

У растений, конечно, образуются некоторые отходы метаболизма. Водные растения выделяют их путем диффузии в окружающую воду;

наземные же растения могут накапливать ненужные вещества, например соли и органические кислоты, в листьях и освобождаются от них при листопаде. У некоторых травянистых растений отходы накапливаются в листьях и стеблях, которые осенью отмирают. Например, в листьях шпината накапливаются кристаллы щавелевой кислоты, причем содержание их иногда достигает 1% всей массы листа. Растительные клетки обладают несколько меньшей способностью регулировать состав омывающих их жидкостей, чем животные клетки, но зато несколько более устойчивы к изменениям этих жидкостей. Повышая *тургорное* давление, растительные клетки могут переносить даже значительные сдвиги в осмотической концентрации окружающей жидкости, пока она остается ниже осмотической концентрации внутри клеток; однако дальнейшее повышение концентрации растворенных веществ в наружной жидкости ведет к плазмолизму и гибели клетки.

253. ЭКСКРЕЦИЯ И ГОМЕОСТАЗ У ПРОСТЕЙШИХ

У большинства простейших ненужные продукты обмена просто диффундируют через клеточную мембрану в окружающую воду, где концентрация их ниже, чем в клетке. Важнейший азотистый продукт обмена — аммиак — очень токсичен и тормозит многие ферментативные процессы, но он обычно диффундирует из клетки, прежде чем концентрация его достигнет опасного уровня. У пресноводных простейших существует особая проблема — освобождение от излишней воды, которая непрерывно поступает в клетку путем осмоса, так как концентрация растворенных веществ внутри клетки выше, чем в окружающей среде. Простейшие не имеют прочной клеточной стенки (как у водорослей) и не могут противопоставить осмотическим силам тургорное давление. Поэтому у них выработались *сократительные вакуоли*, которые наполняются жидкостью из окружающей цитоплазмы, а затем изливают свое содержимое за пределы клетки. Пресноводное простейшее можно сравнить с дырявой лодкой, из которой все время приходится вычерпывать воду. Сократительная вакуоль, вероятно, не играет существенной роли в удалении азотистых продуктов обмена, поскольку они легко выходят из клетки путем диффузии. У морских простейших, обитающих в среде, изотоничной по отношению к содержимому их клеток, сократительных вакуолей обычно не бывает.

254. ЭКСКРЕЦИЯ И ГОМЕОСТАЗ У БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Губки и кишечнополостные не имеют специальных выделительных органов, и продукты обмена переходят у них из внутриклеточной жидкости во внешнюю среду путем диффузии. Огромное большинство представителей этих двух типов живет в море, т. е. в изотоничной среде, и не сталкивается с проблемой избыточного поглощения воды. Существует несколько видов пресноводных губок и пресноводных кишечнополостных (например, гидра), которые живут в среде, сильно гипотоничной по отношению к их внутриклеточной жидкости. Однако у этих животных не обнаружено никаких сократительных вакуолей, и неизвестно, каким образом их клетки избегают поглощения излишней воды или выводят ее обратно.

Наиболее примитивные животные, обладающие специализированными выделительными органами, — это плоские черви и немуртины, у которых имеются *протонефридии*, или *пламенные клетки* (рис. 363), снабженные пучком ресничек. От протонефридиев к поверхности тела идут выделительные протоки, образующие разветвленную систему. Пламенные клетки лежат в жидкости, омывающей клетки тела; продукты обмена диффундируют внутрь пламенных клеток, а из них — в выделительные каналы. При наблюдении в микроскоп биевание ресничек напоминает колебание пламени свечи; по-видимому, оно приводит в движение жидкость в каналах, которая в конце концов выходит через выделительные поры наружу. Подобно сократительным вакуолям простейших, пламенные клетки в основном регулируют содержание воды в организме животного; продукты же обмена выводятся путем диффузии через кожу или выстилку пищеварительной полости. У планарий число протонефридиев зависит от солености окружающей воды. Если выращивать планарий в слегка подсоленной воде, у них образуется лишь несколько пламенных клеток, но число этих клеток быстро увеличивается, если понизить концентрацию соли в воде.

У дождевого червя и у морских кольчатых червей в каждом сегменте тела имеется по паре специализированных выделительных органов — *метанефридиев* (рис. 364). Метанефридий представляет собой канал, открытый с обоих концов. Внутренний конец его открывается в целомическую полость предыдущего сегмента воронкой, снабженной ресничками; другой конец открывается наружу *выделительной порой*. Каждый канал окружен капиллярами, что

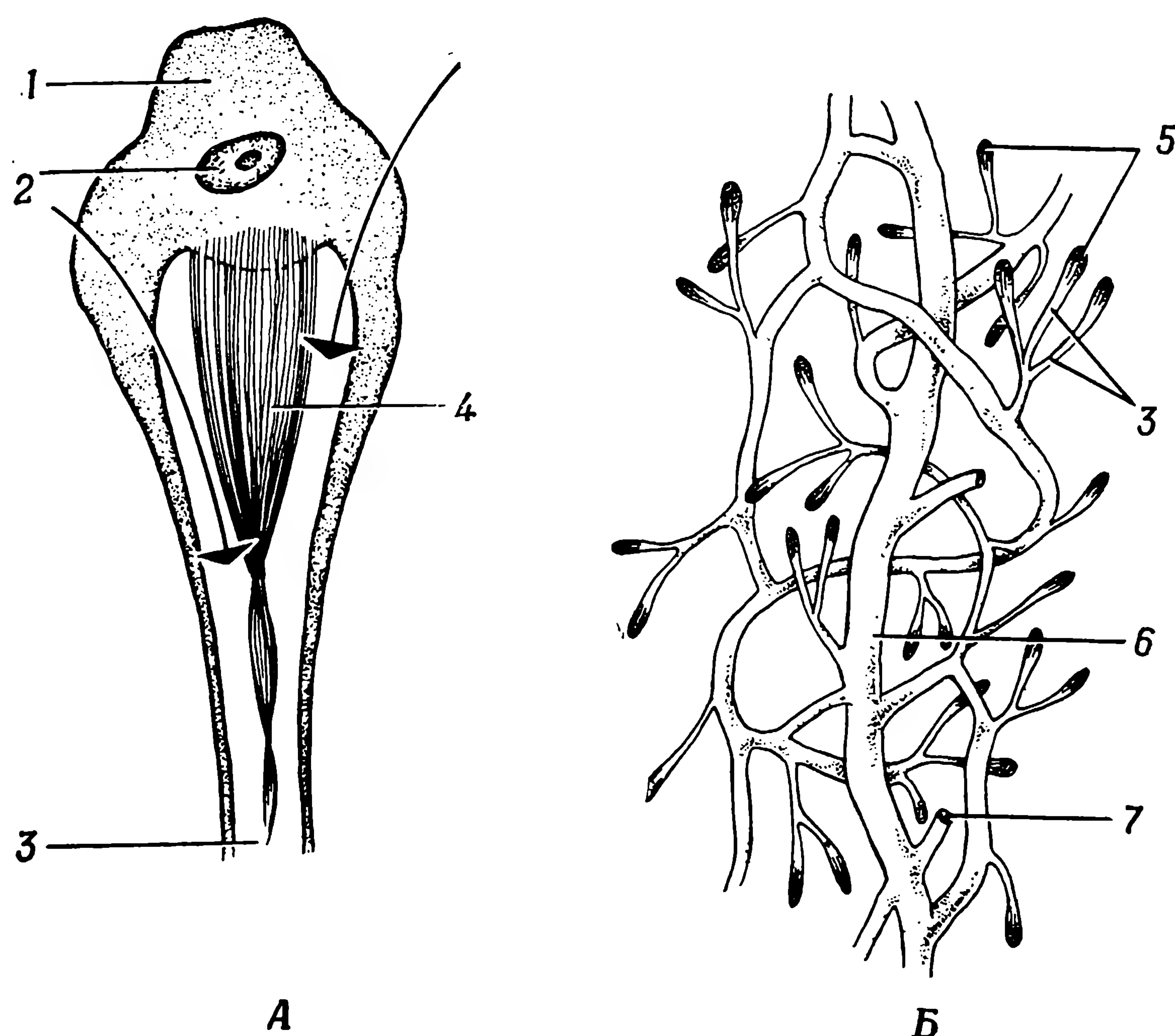


Рис. 363. Выделительные органы плоского червя.

А. Отдельная «пламенная» клетка. Б. Пламенные клетки, соединенные выделительными канальцами и протоками с порой, открывающейся наружу. 1 — цитоплазма; 2 — ядро; 3 — выделительные канальцы; 4 — ресничное пламя; 5 — пламенные клетки; 6 — выделительный проток; 7 — выделительная пора.

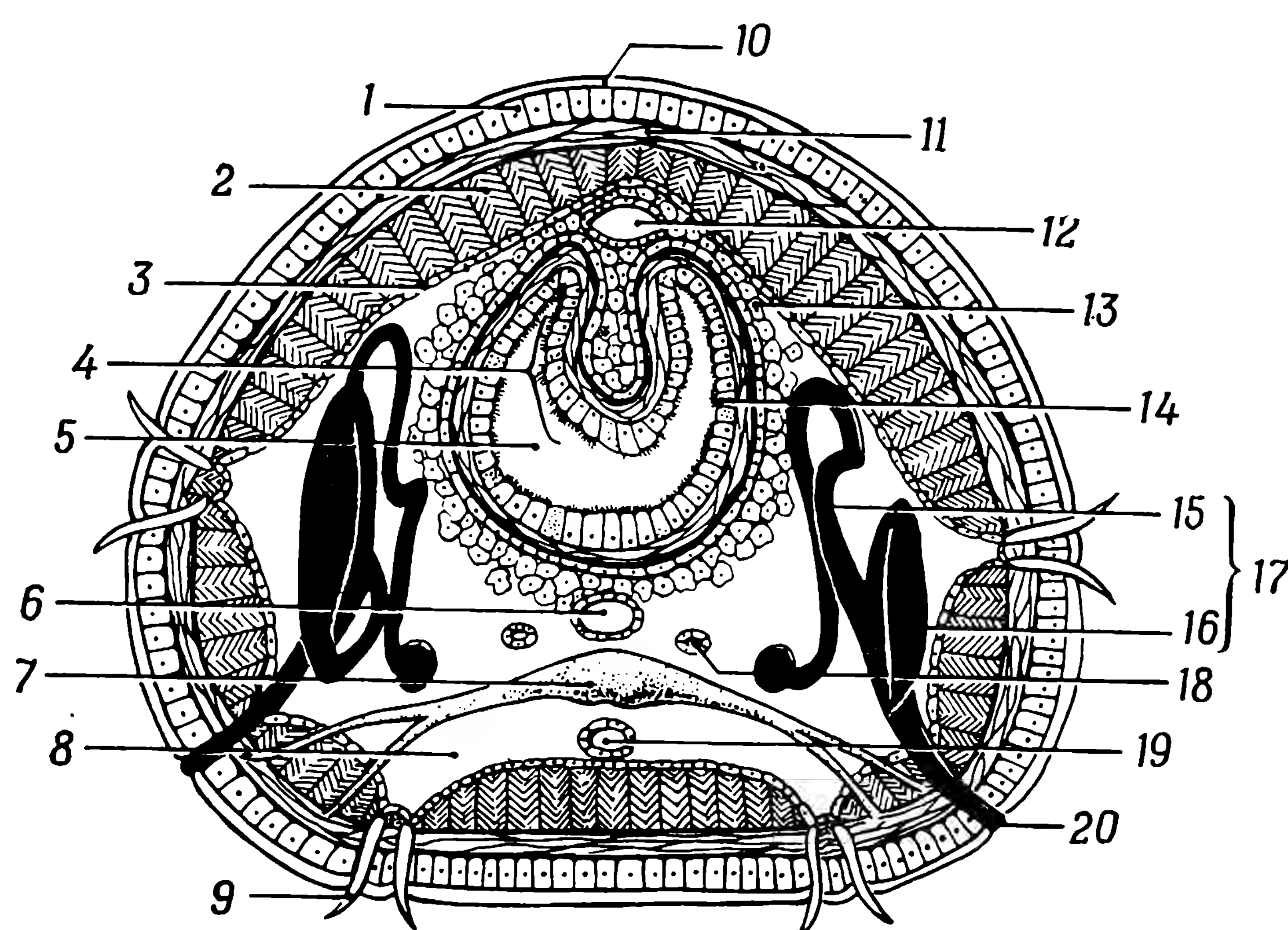


Рис. 364. Поперечный разрез тела дождевого червя.

Показаны внутренние органы, в том числе органы выделения — метанефридии. 1 — эпидермис; 2 — продольная мускулатура; 3 — выстилка целома; 4 — тифлозоль; 5 — просвет кишки; 6 — брюшной сосуд; 7 — нервная цепочка; 8 — целом; 9 — щетинка; 10 — кутикула; 11 — кольцевая мускулатура; 12 — спинной сосуд; 13 — хлорогенные клетки; 14 — выстилка кишечника; 15 — выделительный каналец; 16 — мочевого пузыря; 17 — нефридий; 18 — боковой сосуд; 19 — субневральный сосуд; 20 — нефридиопор.

позволяет удалять из крови продукты обмена. Когда жидкость, движимая биением ресничек в воронке и сокращением мышц в стенке тела, проходит через нефридий, вода и такие вещества, как глюкоза, всасываются обратно в капилляры, а продукты обмена секретируются капиллярами в просвет метанефридия, что повышает их концентрацию в моче, выходящей из выделительных пор. Дождевые черви выделяют очень мало концентрированную мочу в большом количестве, составляющем за сутки

около 60% общей массы тела. Дополнительным экскреторным приспособлением у кольчатых червей служат *хлорогенные клетки*, которые блуждают в целоме, фагоцитируют твердые частицы отходов метаболизма и в конце концов откладывают их в коже как пигмент.

У ракообразных органами выделения служат *зеленые железы* — пара крупных образований, расположенных у основания антенн и снабженных кровеносными сосудами. Каждая железа состоит из целомического мешка, зеле-

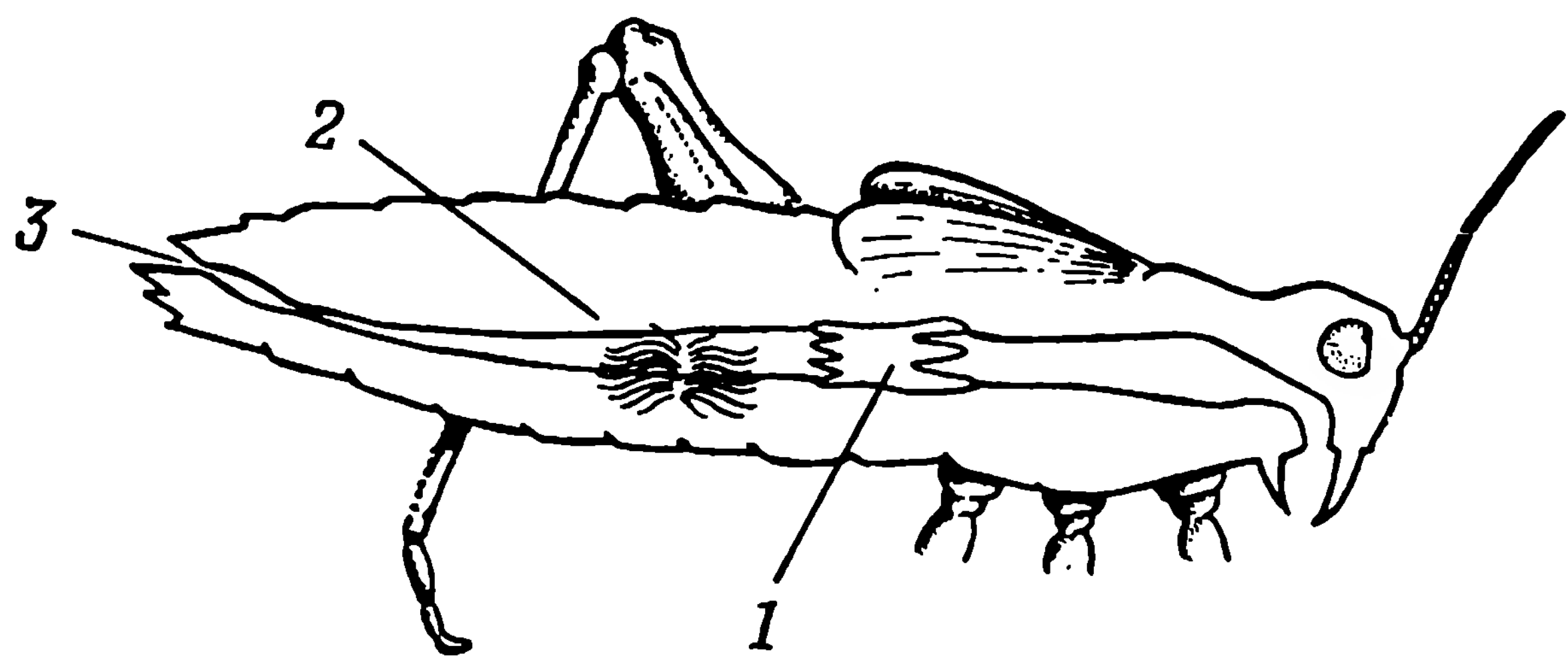


Рис. 365. Схема строения тела насекомого, на которой показаны выделительные органы.

1 — выросты желудка; 2 — мальпигиевы трубочки; 3 — анальное отверстие.

новатой железистой камеры со складчатыми стенками и канала, ведущего в мышечный «мочевой пузырь». Продукты обмена переходят из крови в целомический мешок и железистую камеру, содержащие жидкость, которая изотонична крови. Моча накапливается в мочевом пузыре, а затем изливается наружу через пору у основания второй антенны.

Совершенно иначе устроены выделительные органы насекомых — *мальпигиевы трубочки* (рис. 365). Они лежат в гемоцеле и открываются в пищеварительный тракт. Каждая трубочка имеет мышечную оболочку, медленные сокращения которой способствуют продвижению содержимого в сторону кишки. Трубочки омываются заполняющей гемоцель кровью, и через их стенки продукты обмена переходят из крови в полость трубочки путем диффузии или в результате активного переноса. Вода всасывается обратно в кровь как из самих трубочек, так и из пищеварительного тракта. Главный продукт обмена — *мочевая кислота* — очень плохо растворима в воде и по мере всасывания воды осаждается, выделяясь в конце концов в виде сухой пасты; это позволяет организму сберегать воду.

255. ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И ГОМЕОСТАЗ У ПОЗВОНОЧНЫХ

Мочевыделительная система у всех позвоночных в основных чертах одинакова. Она состоит из единиц, называемых *почечными канальцами* или *нефронами*, которые удаляют из крови отходы метаболизма, но число и расположение нефронов у разных позвоночных различно. У низших позвоночных почечные канальцы открываются не в округлые мешочки из клеток, называемые *боуменовыми капсулами*, как у высших форм, а в полость тела. Эти *пронефрические канальцы* занимают промежуточное положение между метанефридиями коль-

чатых червей и мезонефрическими и метанефрическими канальцами высших позвоночных.

У позвоночных животных, обитающих в море или у моря, выработались специальные приспособления для удаления соли. У морских костных рыб кровь и другие жидкости тела гипотоничны по отношению к морской воде; их организм имеет тенденцию терять воду в результате осмоса, и им, как «Старому моряку» Кольриджа, грозит опасность «иссушения», хотя они и окружены со всех сторон водой. У некоторых костных рыб почка в процессе эволюции утратила почечные клубочки; такая *агломерулярная* (бесклубочковая) почка отфильтровывает из крови очень мало воды. Кроме того, для восполнения потери воды эти рыбы постоянно пьют морскую воду, а затем выделяют избыток соли с помощью специализированных солевых желез, находящихся в жабрах (рис. 366, Б).

Акуловые рыбы решают эту проблему иначе. Аммиак, образующийся из азотистых продуктов обмена, превращается у них в *мочевину*, которая накапливается в крови и тканях в концентрации, делающей жидкости организма слегка гипертоничными по отношению к морской воде. Жидкости тела у акуловых рыб могут поглощать путем осмоса некоторое количество воды, а почки выделяют гипотоничную мочу. Позвоночные первоначально возникли в пресных водах; почка их примитивных представителей — *пронефрос* — была приспособлена для фильтрации и могла таким образом удалять воду, поступающую в организм из гипотоничной среды. Пресноводные рыбы редко пьют воду, их жабры поглощают соли путем активного переноса, а почки выделяют обильную, малоконцентрированную мочу, с тем чтобы удалять воду, которая всасывается путем осмоса через жабры и выстилку ротовой полости.

У морских черепах и чаек в голове имеются специализированные солевые железы, способные выделять соль, полученную с выпитой морской водой. Протоки этих желез открываются в носовую полость или выходят на поверхность головы. У морских млекопитающих избыточная соль, по-видимому, выводится почками.

У амфибий сохранились почечные канальцы примитивного типа с крупными клубочками, отделяющими обильную, малоконцентрированную мочу. Лягушка может ежедневно терять с мочой и через кожу количество воды, соответствующее примерно одной трети массы ее тела. Рептилии сохраняют воду благодаря сухой ороговевшей коже и почкам с очень мелкими клубочками; клубочки этого типа филь-

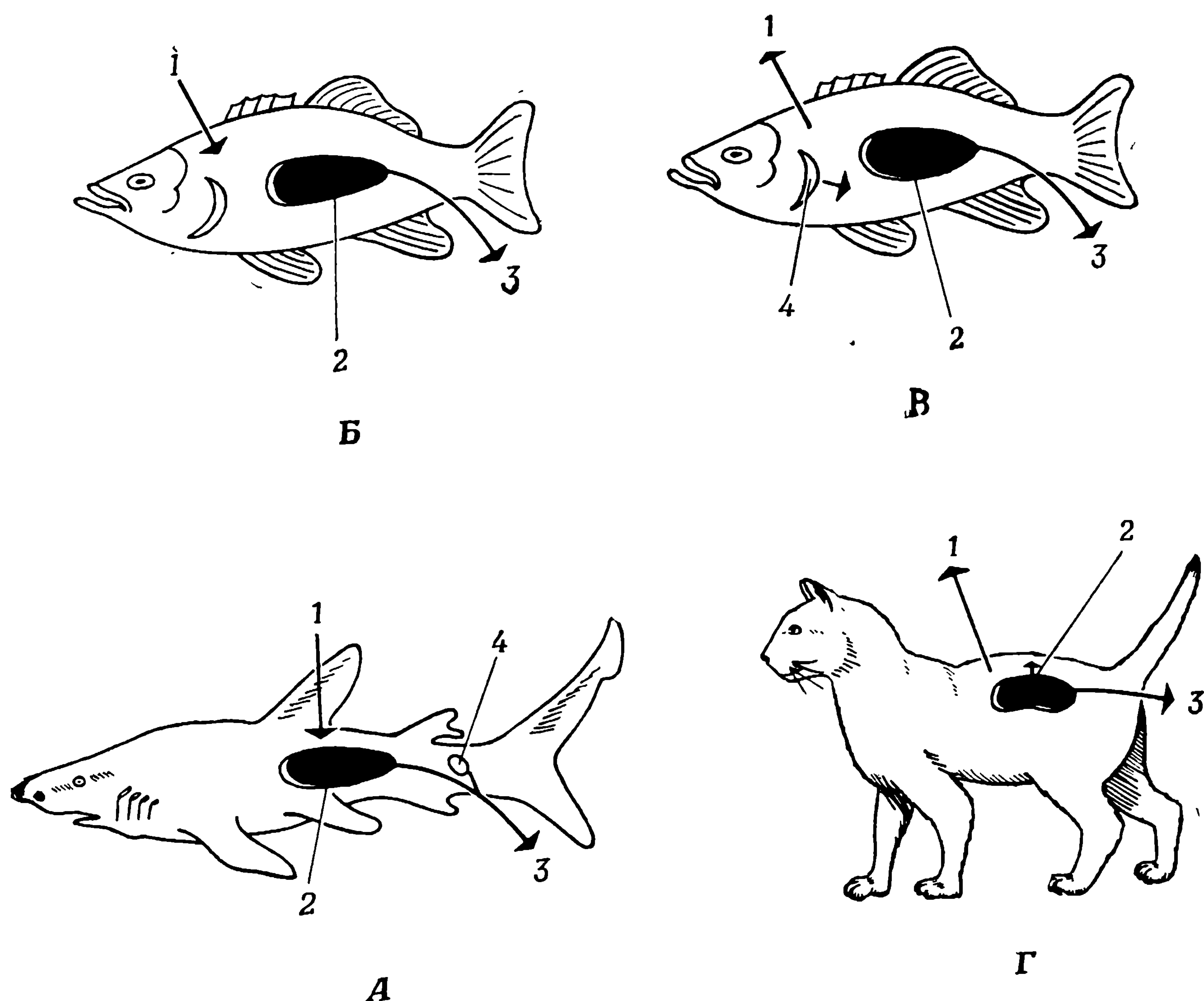


Рис. 366. Водный и солевой баланс у разных животных.

А. Акула заглатывает некоторое количество воды с пищей; кроме того, она поглощает некоторое количество воды путем осмоса (1); почка (2) с крупными клубочками выделяет большие количества гипотоничной мочи (3); имеются специальные солевывделительные железы (4). Б. Пресноводная рыба не пьет воду, поглощает ее путем осмоса (1); почка (2) с крупными клубочками выделяет большое количество гипотоничной мочи (3). В. Морская костная рыба пьет соленую воду; теряет воду путем осмоса (1); почка (2) с мелкими клубочками или совсем без клубочков выделяет очень мало изотоничной мочи (3), соль выделяется жабрами (4). Г. Наземное млекопитающее пьет воду; небольшие потери воды путем испарения (1); обратное всасывание воды в почке (2); выделяет небольшое количество гипертоничной мочи (3).

руют из крови меньше воды, чем более крупные клубочки пресноводных рыб и амфибий. У птиц и млекопитающих почечные клубочки не очень велики, и, кроме того, у них имеется *петля Генле*, в которой происходит обратное всасывание воды; это дает им возможность выделять гипертоничную мочу. У млекопитающих, которые живут в пустыне и вынуждены обходиться очень малым количеством воды, петля Генле необычайно длинная и может всасывать из мочи больше воды, чем у других животных. У жаб и некоторых пресмыкающихся возможно обратное всасывание воды из мочевого пузыря, но у большинства животных моча, вышедшая из почки, уже не подвергается никаким изменениям.

У наземных позвоночных — рептилий, птиц и млекопитающих — выработалась почка третьего типа — тазовая почка, или *метанефрос*, — канальцы которой имеют два сильно извитых участка и образуют очень длинную петлю Генле, глубоко заходящую в мозговое вещество почки. В этих длинных участках почечного канальца происходит обратное всасывание воды, и их способность создавать концентрированную гипертоничную мочу явилась одним из важнейших факторов, позволивших их обладателям успешно приспособиться к жизни на суше.

Эволюция мочевывделительной системы усложняется тем, что у многих животных некоторые части этой системы тесно связаны с системой органов размножения, так что ряд органов участвует в обеих функциях. Эта связь настолько тесна, что обе системы часто рассматривают совместно под названием *мочеполовой системы*.

256. ПОЧКИ И МОЧЕВЫВОДЯЩИЕ ПУТИ ЧЕЛОВЕКА

У человека почки представляют собой пару бобовидных образований длиной около 10 см, расположенных по обе стороны позвоночника, чуть ниже уровня желудка (рис. 367). На внутренней, вогнутой стороне каждой почки находится воронкообразная камера — *почечная лоханка*, в которой собирается отделяемая почкой моча. Отсюда она стекает по мочеточнику в мочевой пузырь, проталкиваемая перистальтическими волнами сокращения стенок мочеточника. Мочевой пузырь представляет собой полый мышечный орган, лежащий в нижней части живота; по мере того как его мышечные стенки расслабляются, он постепенно растягивается, освобождая место для накапливающейся мочи. Клапаны в местах впадения мочеточников в мочевой пузырь препятствуют обратному току мочи. Растяжение мышечных

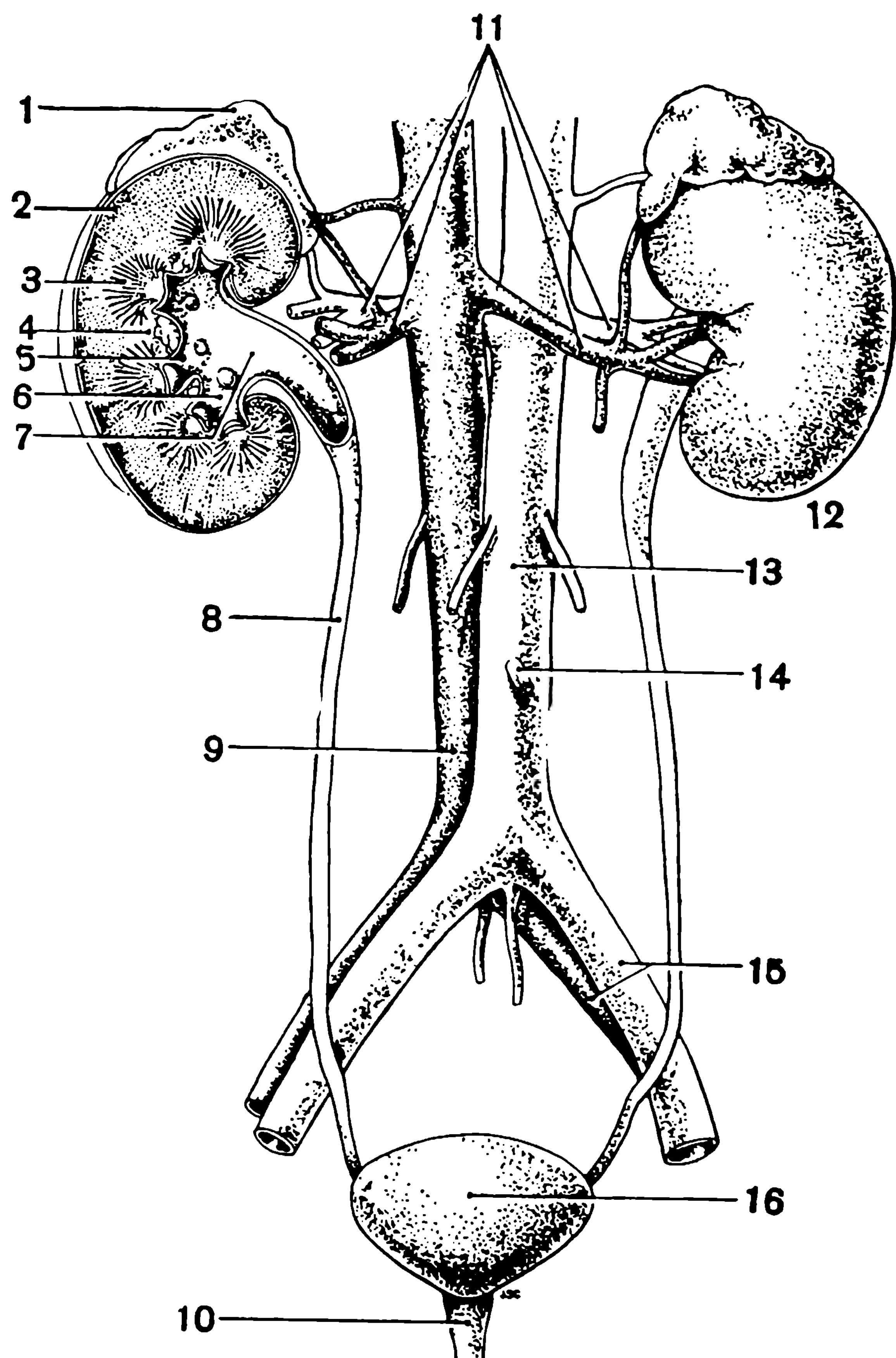


Рис. 367. Схема мочевыводительной системы человека.

Правая почка показана в разрезе, чтобы можно было видеть ее внутреннее строение. 1 — надпочечник; 2 — корковое вещество; 3 — пирамида; 4 — мозговое вещество; 5 — малая чашечка; 6 — большая чашечка; 7 — почечная лоханка; 8 — мочеточник; 9 — нижняя полая вена; 10 — мочеиспускательный канал; 11 — почечные артерии и вены; 12 — левая почка; 13 — аорта; 14 — нижняя брыжеечная вена; 15 — подвздошные артерия и вена; 16 — мочевой пузырь.

стенок пузыря возрастающим количеством мочи стимулирует находящиеся в нем нервные окончания, которые посылают в головной мозг импульсы, вызывающие ощущение наполнения. Для опорожнения мочевого пузыря — *мочеиспускания* — необходимо прибытие нервных импульсов, которые вызвали бы сокращение его стенок и расслабление *сфинктера*, закрывающего отверстие из мочевого пузыря в мочеиспускательный канал.

Функциональная единица почки млекопитающего — *почечный каналец*, или *нефрон*, — состоит из *боуменовой капсулы* — эпителиального мешочка с двойной стенкой, охватывающего сферический клубок капилляров (*почечный клубочек*), и извитого *канальца*, который избирательно всасывает определенные вещества обратно в кровь. Разветвления почечной

артерии расходятся по всем частям почки, и к концу каждого почечного канальца подходит по одной концевой артериоле, которая снабжает кровью клубочек (рис. 368). Внутренняя стенка боуменовой капсулы состоит из плоских эпителиальных клеток, плотно прилегающих к капиллярам клубочка, так что вещества могут свободно диффундировать из капилляров в полость боуменовой капсулы. Почка содержит около 10^6 нефронов, каждый из которых действует как отдельная, независимая единица, выводящая продукты обмена и регулирующая состав крови. Каждый нефрон фильтрует кровь, а затем, во время прохождения фильтрата по канальцу, всасывает некоторые вещества обратно.

257. ОБРАЗОВАНИЕ МОЧИ

Сочетание трех процессов — *фильтрации*, *реабсорбции* (обратного всасывания) и *канальцевой секреции* — позволяет почке удалять отходы, сохраняя нужные компоненты крови. Фильтрация происходит в месте соприкосновения капилляров клубочка со стенкой боуменовой капсулы. Проходя через эти капилляры, кровь «фильтруется», так что вода, соли, сахар, мочевина и все другие составные части крови, за исключением кровяных клеток и белков плазмы, переходят в этом месте в полость боуменовой капсулы, образуя *клубочковый фильтрат* (рис. 369). Через почки в 1 мин проходит около 1200 мл крови, т. е. примерно четвертая часть всей крови, перекачиваемой сердцем. Плазма, проходящая через почечный клубочек, отдает около 20% своего объема клубочковому фильтрату; остальная плазма переходит из клубочка в отводящую артериолу. В основе этого процесса лежит чисто физический механизм фильтрации под давлением, связанный с тем, что небольшая приносящая артериола шире, чем выносящая. Поэтому кровяное давление в капиллярах клубочка относительно высокое (около 70 мм рт. ст.) и часть плазмы отфильтровывается в капсулу.

Таким образом, сила, выталкивающая жидкость из клубочка в боуменову капсулу, — это давление крови в клубочковых капиллярах, равное 70 мм рт. ст. В противоположном направлении действует сила, представляющая собой сумму гидростатического давления в боуменовой капсуле (около 14 мм рт. ст.) и коллоидно-осмотического давления плазмы в клубочковых капиллярах (около 32 мм рт. ст.). (Почему коллоидно-осмотическое давление здесь выше, чем в капиллярах других частей тела?) В конечном итоге сила, выталкивающая

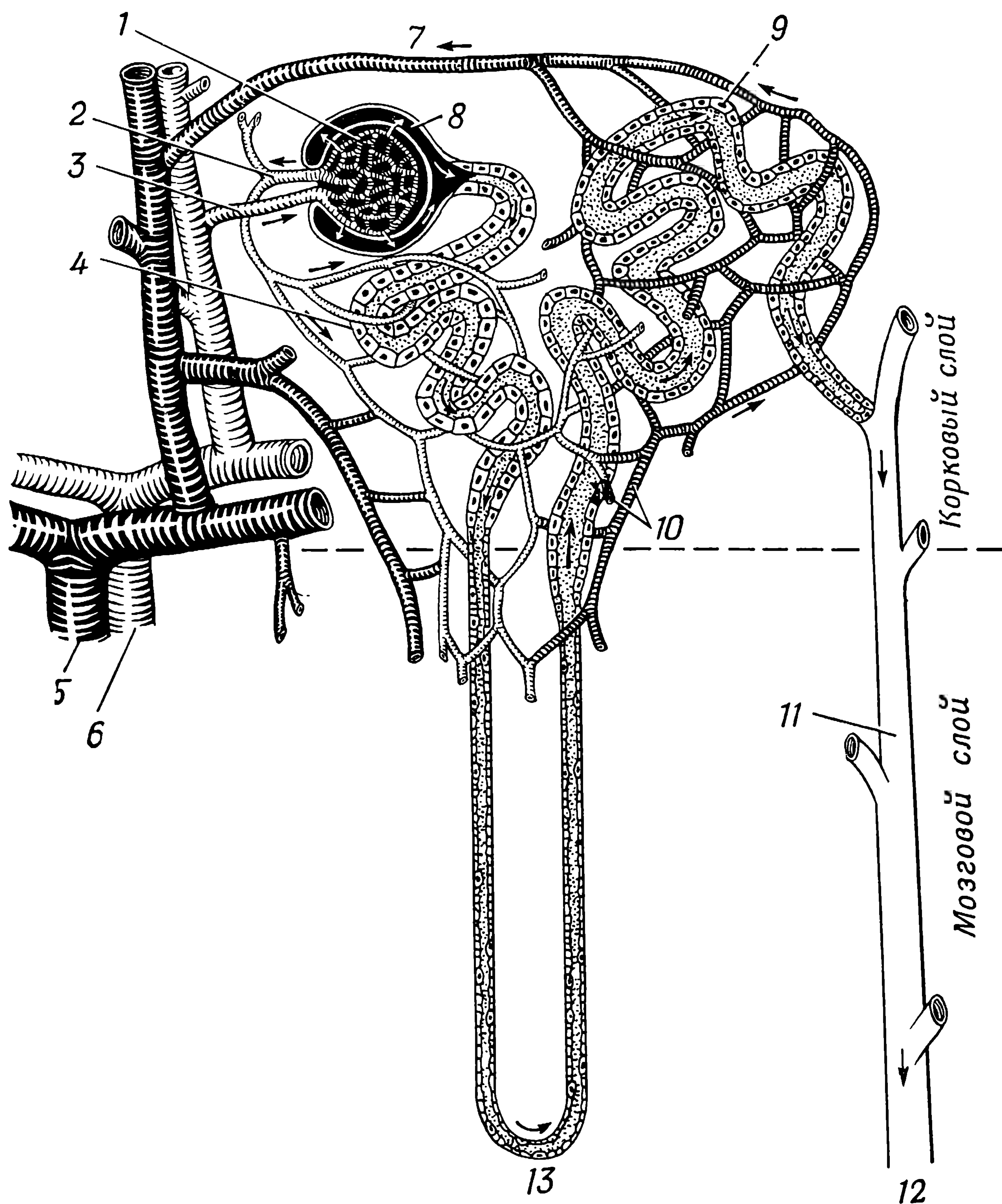


Рис. 368. Схема отдельного почечного канальца и его кровеносных сосудов.

1 — почечный клубочек; 2 — выносящая артериола; 3 — приносящая артериола; 4 — проксимальный извитой каналец; 5 — к почечной вене; 6 — от почечной артерии; 7 — венула; 8 — боуменова капсула; 9 — дистальный извитой каналец; 10 — сеть капилляров; 11 — собирательная трубка; 12 — к почечной лоханке; 13 — петля Генле.

жидкость из клубочков, — *фильтрационное давление* — составляет $70 - (32 + 14)$, т. е. 24 мм рт. ст. Большая часть жидкости, профильтрованной через стенку боуменовой капсулы, впоследствии всасывается из канальцев в окружающие их капилляры.

Вводя тонкий стеклянный шприц в боуменову капсулу почки лягушки, удалось собрать и проанализировать некоторое количество клубочкового фильтрата; оказалось, что он содержит мочевины, соли, глюкозу и т. п. в такой же концентрации, как и плазма, но лишен соответствующих белков. Клетки боуменовой капсулы неспособны к активному переносу веществ из капилляров; работу по «выдавливанию» фильтрата из плазмы в капсулу производит сердце. Можно экспериментально показать, что при возрастании и падении кровяного, а следовательно, и фильтрационного дав-

ления соответственно изменяется и скорость перехода жидкости из клубочка в боуменову капсулу — *скорость клубочковой фильтрации*. В норме эта скорость составляет около 125 мл в минуту, т. е. за одни сутки фильтруется 180 л; это в 4,5 раза больше общего количества жидкости во всем теле!

Количество фильтрата регулируется также сужением или расширением артериол, идущих к клубочкам и от клубочков. Оно увеличивается при сужении выносящих артериол и расширении приносящих артериол. Повышение артериального кровяного давления ведет к повышению давления в клубочках и тем самым к увеличению скорости клубочковой фильтрации и общего количества выделяемой мочи; кровь теряет теперь больше жидкости, объем крови уменьшается и кровяное давление соответственно падает; снижение артериального

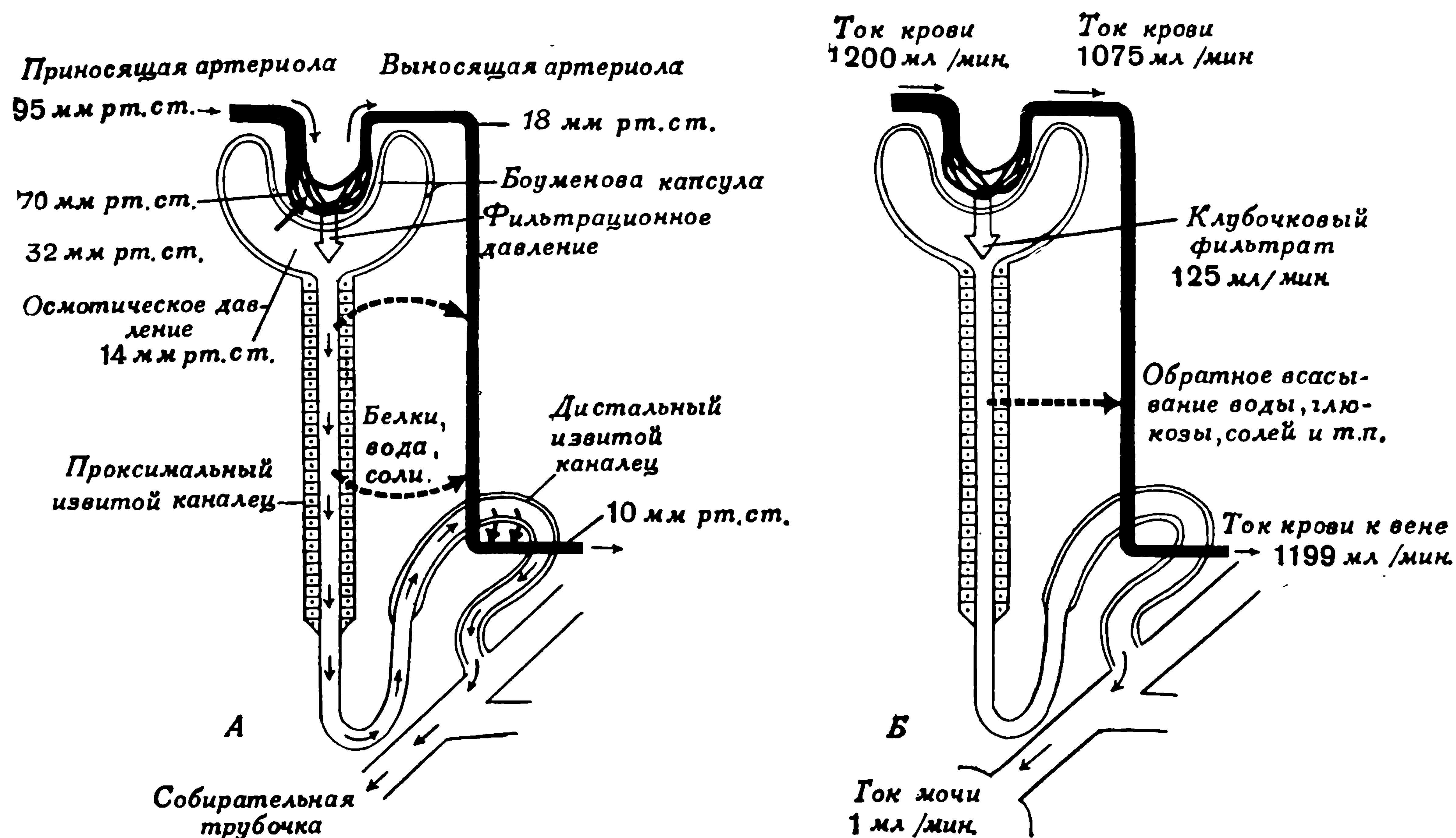


Рис. 369.

А. Схема почечного канальца, показывающая градиенты давления, под влиянием которых жидкости поступают из крови в клубочковый фильтрат (фильтрационное давление). Обратное всасывание (главным образом в проксимальных концах извитых канальцев) происходит путем активного переноса. Б. Схема, иллюстрирующая общее движение жидкости во всех канальцах почки.

давления аналогичным образом приводит к уменьшению количества мочи; потеря жидкости кровью снова уменьшается, объем крови возрастает и кровяное давление повышается. Таким образом, почка действует как приспособление, автоматически регулирующее кровяное давление.

Если бы состав выделяемой мочи был сходен с составом клубочкового фильтрата, то экскреция представляла бы собой весьма расточительный процесс и организм терял бы много воды, глюкозы, аминокислот и других полезных веществ. Однако по концентрации различных веществ моча резко отличается от плазмы и клубочкового фильтрата. Из каждой боуменовой капсулы, находящейся в коре почки, фильтрат проходит сначала через *проксимальный извитой каналец* (тоже расположенный в коре), затем через длинную *петлю Генле*, идущую в мозговое вещество и обратно в кору, затем через *дистальный извитой каналец* и, наконец, изливается в *собирательную трубочку*, по которой, снова пройдя через мозговое вещество, поступает в почечную лоханку (рис. 368). На своем дальнейшем пути из почеч-

ной лоханки через мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал моча уже больше не подвергается никаким изменениям; изменения в концентрации веществ возникают тогда, когда фильтрат переходит из боуменовых капсул через длинные извитые каналцы и собирательные трубки в почечную лоханку.

Стенки почечных канальцев состоят из одного слоя плоских или кубических эпителиальных клеток. Клетки, образующие стенку проксимального извитого канальца, богаты митохондриями и имеют на своей внутренней поверхности *щеточную каемку* (рис. 370), которая состоит из множества тонких волосовидных отростков, выступающих в просвет канальца. Во время прохождения фильтрата эти клетки всасывают (реабсорбируют) значительную часть воды и фактически всю глюкозу, все аминокислоты и другие вещества, нужные организму, и секретируют их обратно в кровяное русло.

Артериола, идущая от почечного клубочка, не направляется прямо к вене, а соединяется со второй сетью капилляров, окружающей проксимальные и дистальные извитые каналцы (рис. 368). Таким образом, путь крови в почке

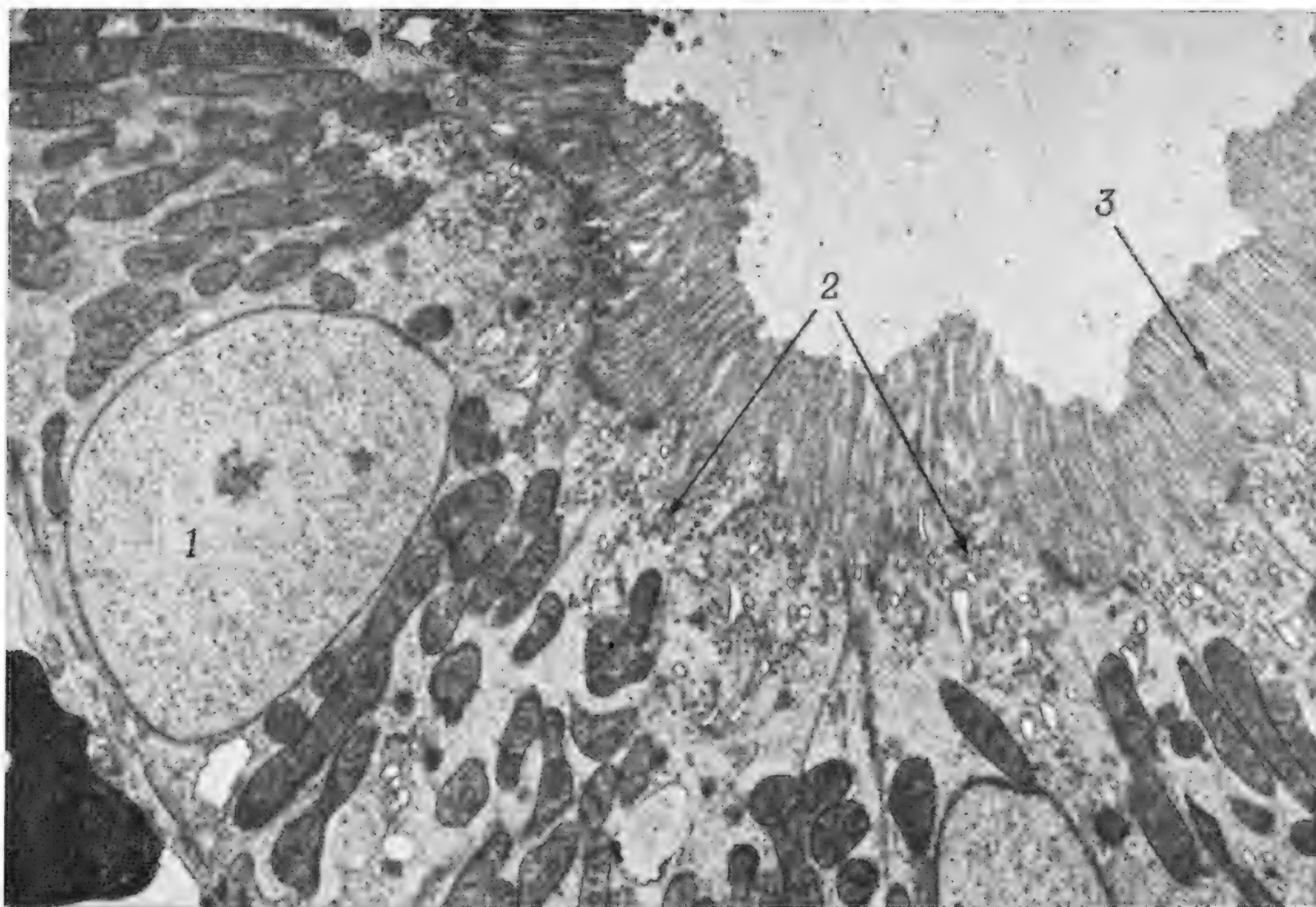


Рис. 370. Электронная микрофотография клеток проксимального извитого канальца ($\times 6000$).

1 — ядро; 2 — апикальные каналцы; 3 — щеточная каемка.

весьма своеобразен: для того чтобы попасть из почечной артерии в почечную вену, кровь должна пройти через *две* системы капилляров. Только благодаря такому устройству почка способна регулировать состав крови.

Реабсорбция веществ в кровяное русло носит избирательный характер и отчасти регулируется текущими потребностями организма. Клетки, выстилающие каналцы, должны использовать энергию АТФ и производить работу, чтобы выделять эти вещества обратно в кровь путем *активного переноса*, обычно против градиента концентрации. Определенное количество почечной ткани потребляет за 1 ч больше кислорода, чем равное по массе количество ткани сердечной мышцы; это указывает на то, что почки производят большую работу (на единицу объема), чем сердце. Энергию для этой работы доставляют процессы биологического окисления, происходящие в митохондриях почечных клеток; если почку лишить кислорода, обратное всасывание прекратится, хотя фильтрация будет продолжаться. В наибольшем количестве реабсорбируется хлористый натрий: в наших почечных каналцах ежедневно происходит обратное всасывание примерно 1200 г этого

вещества! Ионы натрия «перекачивает» *натриевый насос* (разд. 206), а для глюкозы и аминокислот существуют особые, избирательно действующие механизмы активного переноса; в результате их работы концентрация растворенных веществ в жидкости почечного канальца снижается, а в тканевой жидкости, окружающей каналец, повышается. Вода всасывается осмотически, перемещаясь «вниз» по градиенту своей концентрации.

В почках человека на каждый литр выделяемой мочи образуется примерно 125 л фильтрата; остальные 124 л всасываются обратно. В результате этого концентрация таких продуктов обмена, как мочевины, мочевая кислота и креатинин, в огромной степени возрастает по мере того, как фильтрат проходит через каналцы. Концентрация мочевины в моче примерно в 65 раз выше, чем в клубочковом фильтрате, и была бы еще выше, если бы часть мочевины не подвергалась обратному всасыванию в канальцах. Активного переноса мочевины, мочевой кислоты и креатинина в канальцах не происходит, но небольшие количества этих веществ возвращаются из просвета канальца в окружающие капилляры путем диффузии.

Количество реабсорбируемой воды зависит от потребности в ней организма в тот или иной момент и регулируется *антидиуретическим гормоном*, выделяемым задней долей гипофиза (разд. 280). Если выпить много воды или пива, то в канальцах всасывается меньше воды и выделяется обильная, малоконцентрированная моча. Если же потребление воды ограничено, то клетки канальцев всасывают максимальное количество воды, сохраняя ее для организма, и выделяется немного концентрированной мочи.

Клетки почечных канальцев не только удаляют вещества из фильтрата и переносят их в кровеносные капилляры, но и выводят добавочные количества ненужных материалов из крови в фильтрат путем активного переноса. Этот процесс *канальцевой секреции* играет, вероятно, лишь второстепенную роль в почечной функции человека, но у таких рыб, как опсанус, в почках которых нет клубочков и боуменовых капсул, канальцевая секреция служит единственным способом концентрирования мочи. У человека при падении кровяного, а следовательно, и фильтрационного давления ниже известного уровня фильтрация прекращается, но образование мочи все еще продолжается благодаря канальцевой секреции. Можно наблюдать, как красители, инъецированные подопытным животным, переходят из кровяного русла в мочу через клетки эпителия почечных канальцев. Такие лекарственные вещества, как пенициллин и атебрин, удаляются из крови и переходят в мочу в результате процесса канальцевой секреции. Таким образом, у человека и у других животных этот процесс, несомненно, возможен, но насколько велика его роль в нормальной выделительной функции, точно не установлено.

Пока клубочковый фильтрат доходит до конца собирательной трубки, одни вещества из него реабсорбируются, а другие добавляются к нему, и он превращается в мочу.

258. РЕГУЛИРОВАНИЕ КЛУБОЧКОВОЙ ФИЛЬТРАЦИИ

Количество воды, солей и сахаров, реабсорбируемое из почечных канальцев, в значительной степени зависит от скорости, с которой клубочковый фильтрат проходит через эти канальцы. Если она слишком велика, существенные количества важных материалов теряются с мочой, так как жидкость успевает пройти через канальцы, прежде чем завершится процесс обратного всасывания. Если же фильтрат продвигается чересчур медленно, то почти все вещества, включая мочевины и другие

отходы, будут реабсорбированы. Таким образом, существует некоторая оптимальная скорость фильтрации, которая обеспечивает реабсорбцию воды и солей, но препятствует всасыванию мочевины и других ненужных продуктов.

В каждом нефроне скорость клубочковой фильтрации автоматически регулируется концентрацией определенных веществ в дистальном извитом канальце. Этот каналец подходит

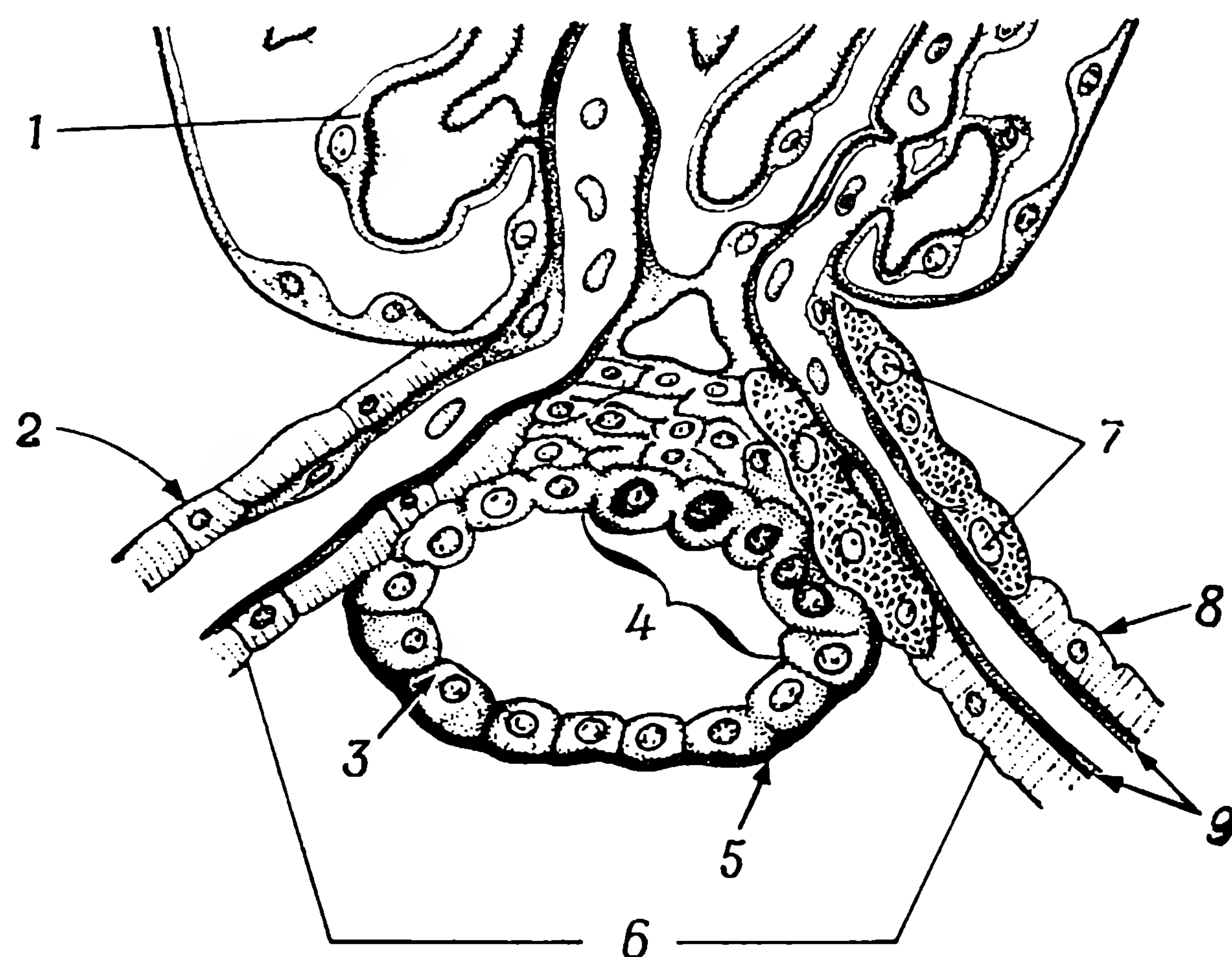


Рис. 371. Схема, иллюстрирующая взаимоотношения *macula densa* и околоклубочковых клеток — особых мышечных клеток в стенке приносящей артериолы почечного клубочка. Клетки *macula densa* реагируют на изменения концентрации веществ в клубочковом фильтрате и вызывают сокращение или расслабление околоклубочковых клеток, регулируя таким образом скорость клубочковой фильтрации.

1 — клубочковый эпителий; 2 — выносящая артериола; 3 — дистальный каналец; 4 — *macula densa*; 5 — базальная мембрана; 6 — гладкие мышечные клетки; 7 — околоклубочковые клетки; 8 — приносящая артериола; 9 — внутренняя эластическая оболочка.

вплотную к приносящей артериоле, обслуживающей клубочек данного нефрона. В месте их контакта клетки дистального канальца более плотны и многочисленны; они образуют здесь структуру, называемую *macula densa* («плотное пятно»; рис. 371). В этом месте гладкие мышечные клетки в стенке артериолы, называемые *юктагломерулярными* (околоклубочковыми) *клетками*, утолщены и наполнены гранулами. Если под микроскопом с помощью микропипетки вводить раствор хлористого натрия непосредственно в дистальный извитой каналец, это немедленно вызывает сужение приносящей артериолы. Таким образом, состав жидкости в дистальном канальце находится под непрерывным «наблюдением» (по-видимому, со стороны клеток *macula densa*), и на основе этого регулируется степень сужения приносящей ар-

териолы (вероятно, при участии около клубочковых клеток). Скорость клубочковой фильтрации непосредственно зависит от фильтрационного давления, а это давление — от величины просвета приносящего сосуда. Таким образом, каждый нефрон в результате непрерывной оценки концентрации солей в жидкости, поступающей в дистальный извитой каналец из петли Генле, регулирует фильтрацию в своем клубочке, поддерживая ее на оптимальном уровне.

259. ПОЧЕЧНЫЙ ПОРОГ И ПОЧЕЧНЫЙ КЛИРЕНС

Хотя в клубочковом фильтрате содержится глюкоза, в моче в нормальных условиях глюкозы нет или почти нет, так как она реабсорбируется клетками канальцев. Но если в крови, а следовательно, и в клубочковом фильтрате глюкозы очень много, то вся она не успевает реабсорбироваться за то время, пока фильтрат проходит через канальцы, и некоторое количество ее появляется в моче. Та концентрация вещества *в крови*, при которой оно начинает появляться в моче, называется *почечным порогом* данного вещества. Например, для глюкозы пороговая концентрация составляет около 150 мг на 100 мл крови; в случае превышения этого уровня глюкоза начинает переходить в мочу. Аналогичные пороговые концентрации существуют и для многих других веществ, причем для разных веществ они различны.

Так как одна из основных функций почек состоит в «очищении» внеклеточных жидкостей, физиологи ввели определенный количественный показатель, характеризующий способность почек удалять из крови то или иное вещество, и назвали его *почечным клиренсом* данного вещества. Когда плазма проходит через почечный клубочек и превращается в клубочковый фильтрат, в последний попадает и определенное количество интересующего нас вещества, а во время прохождения фильтрата по канальцу часть этого вещества может быть реабсорбирована. Соотношение между количеством реабсорбируемой жидкости и количеством реабсорбируемого вещества можно выразить как число миллилитров плазмы, полностью «очищаемой» от него за 1 мин. Если одновременно взять пробы мочи и крови и определить концентрации в них данного вещества, то можно вычислить количество его в каждом миллилитре крови и количество, переходящее в мочу за каждую минуту. Клиренс как показатель «очищения» плазмы от данного вещества *A* выражается отношением:

Количество *A*, выделяемое с мочой за 1 мин

Количество *A* в 1 мл плазмы

Если концентрация мочевины в плазме равна 0,2 мг/мл, а выделение ее с мочой составляет 12 мг/мин, то «клиренс» равен $\frac{12 \text{ мг/мин}}{0,2 \text{ мг/мл}} = 60 \text{ мл/мин}$, т. е. за 1 мин от мочевины «очищается» 60 мл плазмы. Измерения почечного клиренса — один из обычных методов общей оценки почечной функции.

260. МЕХАНИЗМ КОНЦЕНТРИРОВАНИЯ МОЧИ: ПРИНЦИП ПРОТИВОТОКА

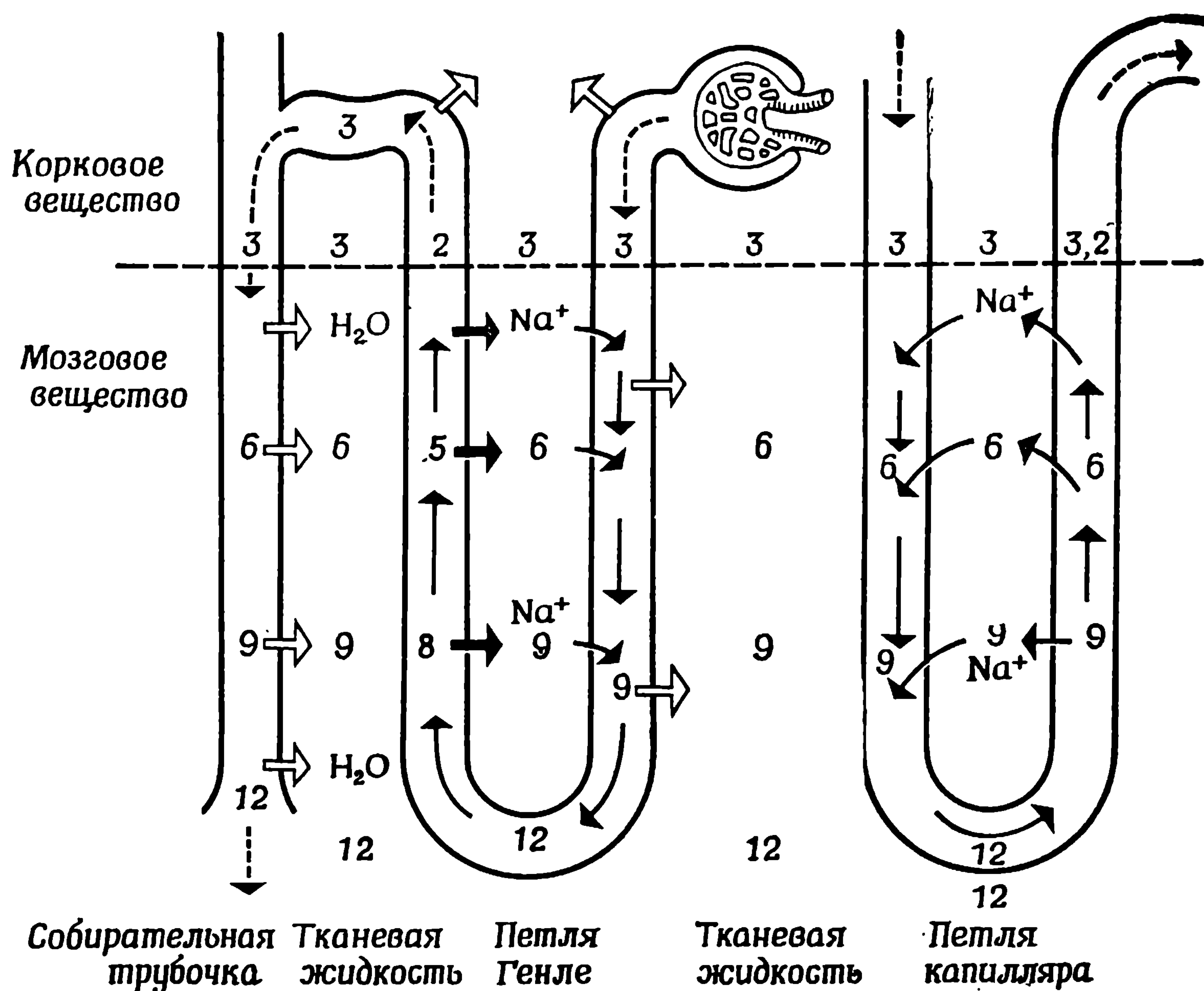
Для успешного приспособления к жизни на суше у высших позвоночных должен был выработаться механизм, который позволял бы почке выделять концентрированную мочу и таким образом сводить к минимуму потерю воды. В основе этого механизма лежат, по-видимому, некоторые особенности *петли Генле*. Почечные клубочки и проксимальные и дистальные извитые канальцы лежат в наружной части почки — корковом веществе, тогда как петля Генле глубоко уходит в расположенное в центре мозговое вещество (рис. 368). Околоканальцевые капилляры образуют длинные петли, проникающие далеко в глубь мозгового вещества; кровь идет по ним в мозговое вещество, а затем вновь возвращается в кору и только после этого переходит в почечные вены. *Собираательные трубочки*, в которые впадают дистальные извитые канальцы, проходят через мозговое вещество и открываются в почечную лоханку.

Благодаря такой анатомической организации почка может выделять мочу, *гипертоничную* по отношению к крови. Когда фильтрат проходит по восходящему участку петли Генле, клетки ее активно переносят натрий в тканевую жидкость; вместе с натрием пассивно перемещаются ионы хлора, и концентрация тканевой жидкости возрастает. Часть ионов натрия и хлора пассивно диффундирует обратно в петлю Генле, в ее нисходящий участок. Такая циркуляция ионов натрия из восходящего участка петли в тканевую жидкость и затем в нисходящий участок приводит к тому, что в окружающей петлю тканевой жидкости устанавливается градиент концентрации натрия и хлора с минимумом вблизи коры и максимумом в глубине мозгового вещества (рис. 372).

В то время как кровь течет по длинной петле в мозговое вещество, натрий и хлор диффундируют из тканевой жидкости в кровь, а когда она течет обратно к коре, натрий и хлор диффу-

Рис. 372. Схема противоточного механизма в почке млекопитающего.

Общее направление движения жидкости показано пунктирными стрелками, активный перенос натрия — толстыми черными стрелками, пассивный перенос натрия — тонкими стрелками и передвижение воды — толстыми белыми стрелками. Цифрами указаны относительные концентрации осмотически активных растворенных веществ.



ндируют из крови в тканевую жидкость. Этот «противоток» крови препятствует потере натрия и хлора из мозгового вещества и позволяет поддерживать градиент их концентрации в тканевой жидкости. Активный перенос натрия наружу из восходящего участка петли Генле настолько интенсивен, что в жидкости, поступающей в дистальный извитой каналец, концентрация натрия оказывается даже более низкой, чем в клубочковом фильтрате. По-видимому, стенки восходящей части петли непроницаемы для воды, так как вода не диффундирует наружу вслед за «откачиваемыми» ионами натрия. Проходя по петле Генле, фильтрат теряет много натрия, но сохраняет почти всю воду. После этого моча поступает в собирательные трубочки и течет по ним через мозговое вещество, последовательно проходя слои со все более и более высокой концентрацией ионов натрия и хлора в тканевой жидкости. Стенки собирательной трубочки проницаемы для воды, и вода путем осмоса переходит из малоконцентрированной мочи в тканевую жидкость, где концентрация растворенных веществ высока. Моча, поступающая в конечном счете в почечную лоханку, оказывается почти столь же концентрированной, как и тканевая жидкость в глубоких слоях мозгового вещества, и значительно более концентрированной, чем первоначальный клубочковый фильтрат.

Стероидный гормон *альдостерон*, выделяемый корой надпочечников, воздействует на клетки

восходящего участка петли Генле и усиливает активную реабсорбцию ионов натрия. Нетрудно догадаться, что секреция альдостерона надпочечниками в свою очередь регулируется концентрацией ионов натрия в крови.

Проницаемость стенок собирательных трубочек для воды может изменяться под влиянием *антидиуретического гормона*, выделяемого задней долей гипофиза. Этот гормон, осуществляющий свое действие при участии циклического АМФ (разд. 60), сильно повышает обратное всасывание воды из собирательных трубочек, и в результате выделяется концентрированная моча. При отсутствии гормона проницаемость собирательных трубочек для воды очень мала и жидкость, поступающая в них из петли Генле, почти не изменяясь, переходит в почечную лоханку; в результате выделяется чрезвычайно малоконцентрированная моча. При *несахарном диабете* — болезни, обусловленной недостатком антидиуретического гормона, — суточное количество мочи может достигать 30 или даже 40 л вместо нормальных 1,2—1,5 л.

261. ОСМОРЕЦЕПТОРЫ

Сложный противоточный механизм петли Генле, с помощью которого почка может изменять количество воды, реабсорбируемой из фильтрата, регулируется количеством антидиуретического гормона, выделяемого задней долей гипофиза. Секреция гормона в свою

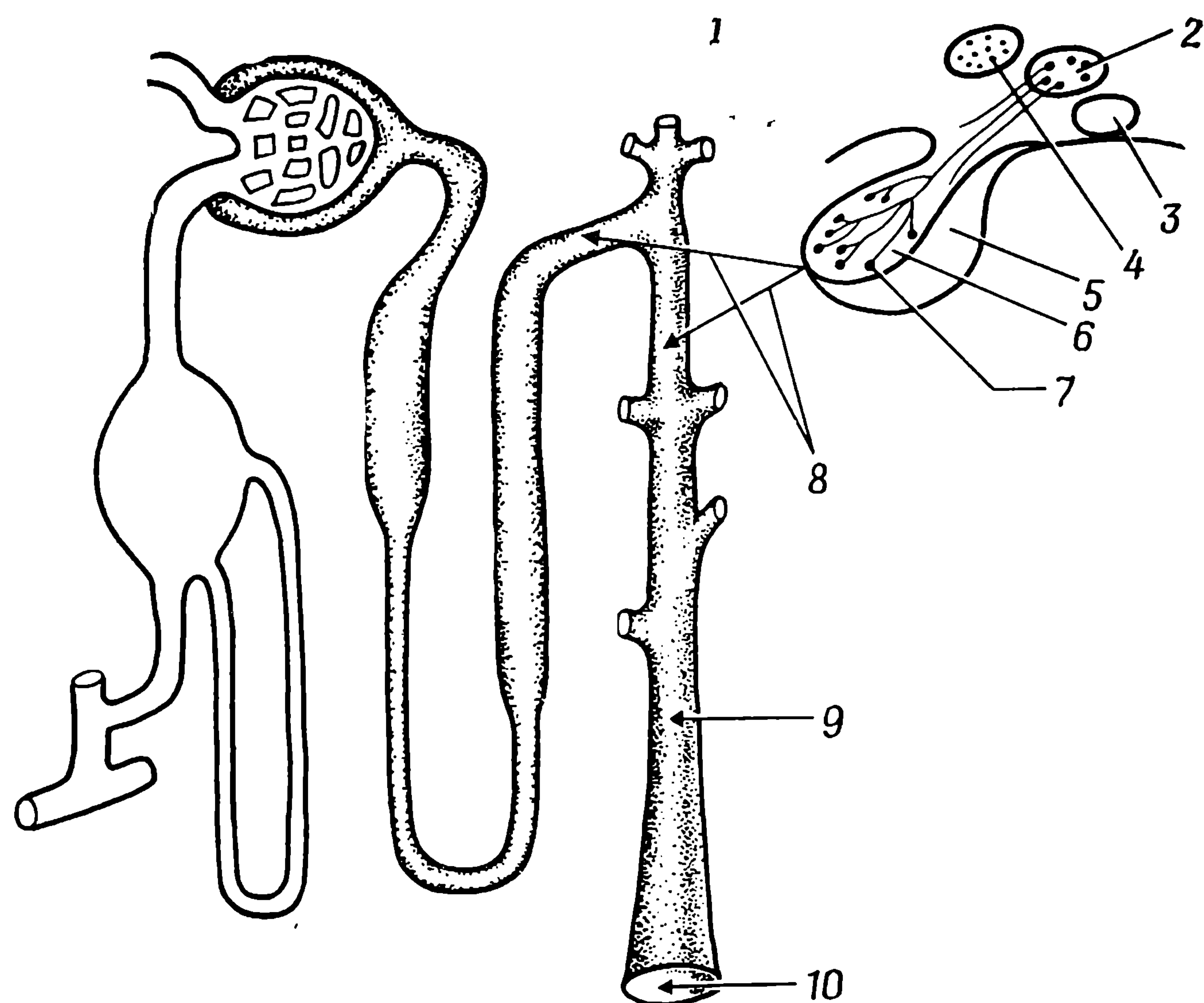


Рис. 373. Выделение антидиуретического гормона в ответ на раздражение осморецепторов в супраоптических ядрах, которое вызывается повышенной концентрацией растворенных веществ во внеклеточной жидкости.

Антидиуретический гормон попадает в стенки собирательных трубочек почки и вызывает усиленную реабсорбцию воды, что приводит к снижению концентрации веществ во внеклеточной жидкости.

1 — гипоталамус; 2 — супраоптические ядра; 3 — перекрест зрительных нервов; 4 — центр жажды; 5 — передняя доля гипофиза; 6 — задняя доля гипофиза; 7 — питуициты; 8 — секреция антидиуретического гормона нейрогипофизом; 9 — повышенная реабсорбция воды устраняет чрезмерную концентрацию внеклеточной жидкости; 10 — выделяется меньшее количество более концентрированной мочи.

очередь находится под контролем *осморецепторов* (рис. 373) — специализированных нервных клеток, лежащих в супраоптических ядрах гипоталамуса. Осморецепторы реагируют на изменения концентрации в крови растворенных веществ и, соответственно увеличивая или уменьшая секрецию антидиуретического гормона, устраняют любое отклонение от нормальной осмотической концентрации крови (общей концентрации в ней растворенных веществ).

Предполагается, что в осморецепторах имеются небольшие камеры, наполненные жидкостью; при понижении концентрации в крови растворенных веществ эти камеры набухают, а при ее повышении сжимаются. Сжатие камер ведет к возникновению импульсов, которые по нервным волокнам направляются к задней доле гипофиза и вызывают секрецию антидиуретического гормона (рис. 373). Гормон, попадая с кровью в почки, увеличивает проницаемость собирательных трубочек для воды, и доля реабсорбируемой в них воды увеличивается. Это приводит к задержке воды в организме, в то время как растворенные вещества продолжают переходить в мочу и концентрация их в крови снижается. Если концентрация растворенных веществ становится слишком низкой, осморецепторы посылают меньше импульсов или не посылают их вовсе, секреция антидиуретического гормона уменьшается или прекращается и почки начинают выделять менее концентрированную мочу, так как в собирательных трубочках реабсорбируется меньше воды.

Если выпить несколько стаканов воды или пива, жидкость всосется в кишечнике за 15 или 20 мин и разбавит кровь. Осморецепторы обнаружат понижение осмотической концентрации крови и заставят гипофиз уменьшить секрецию антидиуретического гормона; собирательные трубочки станут менее проницаемыми для воды; количество воды, реабсорбируемой из мочи, уменьшится, и почки начнут выделять много жидкой мочи. Мочеотделение усилится с обычных 2 мл в минуту до 7 или 8 мл и снизится лишь тогда, когда осмотическая концентрация внеклеточных жидкостей возвратится к нормальному уровню.

262. ПОДДЕРЖАНИЕ ПОСТОЯНСТВА pH

Клетки человека и большинства животных приспособлены к жизни лишь в относительно узком диапазоне концентраций водородных ионов, и в связи с этим выработался ряд механизмов, удерживающих pH в этом диапазоне. Роль гемоглобина в переносе CO_2 и участие его совместно с белками плазмы в создании буферных свойств крови были описаны в предыдущей главе (разд. 243). Легкие удаляют из крови CO_2 с такой же скоростью, с какой она образуется, и тем самым также участвуют в поддержании постоянства pH, поскольку CO_2 , реагируя с водой, превращается в угольную кислоту.

Почкам принадлежит важная роль в регулировании концентрации водородных ионов во внутриклеточных и внеклеточных жидко-

стях: они выводят из крови кислые или основные вещества и таким образом восстанавливают нормальное соотношение между теми и другими, когда оно отклоняется от нормы. Это осуществляется путем обмена ионов водорода угольной кислоты, находящейся в клетках почечных канальцев, на ионы натрия, находящиеся в канальцевой жидкости. Ионы водорода переходят в мочу и реагируют там с бикарбонатом, превращая его в угольную кислоту, которая затем расщепляется на CO_2 и воду. CO_2 всасывается из канальцев обратно в кровь и выводится через легкие. Уменьшение концентрации бикарбонат-ионов в жидкости канальцев соответствует «чистой» экскреции ионов водорода. Обычно количество водородных ионов, обмениваемых в дистальных канальцах на натрий, эквивалентно количеству бикарбонат-ионов в жидкости канальцев. Если, однако, внеклеточные жидкости становятся сильно кислыми, концентрация бикарбонат-ионов в фильтрате падает; ионы водорода соединяются с другими имеющимися в ней буферами, например с фосфатом, и выводятся с мочой.

Если внеклеточные жидкости становятся излишне щелочными, количество бикарбоната в клубочковом фильтрате начинает превышать количество ионов водорода, секретируемых стенками канальцев. Бикарбонат, не прореагировавший с ионами водорода, т. е. не превратившийся в угольную кислоту, выводится просто как анион бикарбоната вместе с избыточными ионами натрия; в результате удаления NaHCO_3 реакция жидкостей тела сдвигается в кислую сторону и кислотно-щелочное равновесие возвращается к норме.

Почка располагает еще одним средством борьбы с избыточной кислотностью: она может секретировать ионы аммония NH_4^+ , образующиеся в ее клетках при гидролизе глутамина под действием фермента *глутаминазы*. Ионы NH_4^+ обмениваются на натрий, находящийся в фильтрате канальцев; благодаря этому в организме сохраняются ионы натрия, а какой-либо кислый анион, например Cl^- , выделяется, соединившись с NH_4^+ .

Если человек голодает, потребляет много жиров или страдает сахарным диабетом, в его крови и внеклеточных жидкостях повышается содержание *кетонových тел*. Почка компенсирует это усиленным обменом ионов водорода на ионы натрия в дистальных извитых канальцах (что приводит к сохранению натрия) и усиленной секрецией ионов аммония для обмена их на добавочные количества ионов натрия.

263. РЕГУЛЯЦИЯ ОБЪЕМА ЖИДКОСТЕЙ ТЕЛА

Объем крови, внеклеточной жидкости и внутриклеточной жидкости регулируется автоматически при помощи обратных связей. Отклонения от нормального объема крови, составляющего у взрослого человека 5 л, удерживаются в пределах нескольких сот миллилитров двумя механизмами; их действия основаны на том, что увеличение объема крови ведет к повышению кровяного давления. Один из этих механизмов действует в капиллярах всех тканей, а другой — в почечных клубочках.

При увеличении объема крови ее давление возрастает, в том числе и в капиллярах, где оно в норме составляет около 18 мм рт. ст. Это давление, которое стремится выталкивать воду из капилляров в тканевую жидкость, становится выше коллоидно-осмотического давления — той силы, которая заставляет воду перемещаться из тканевой жидкости в капил-

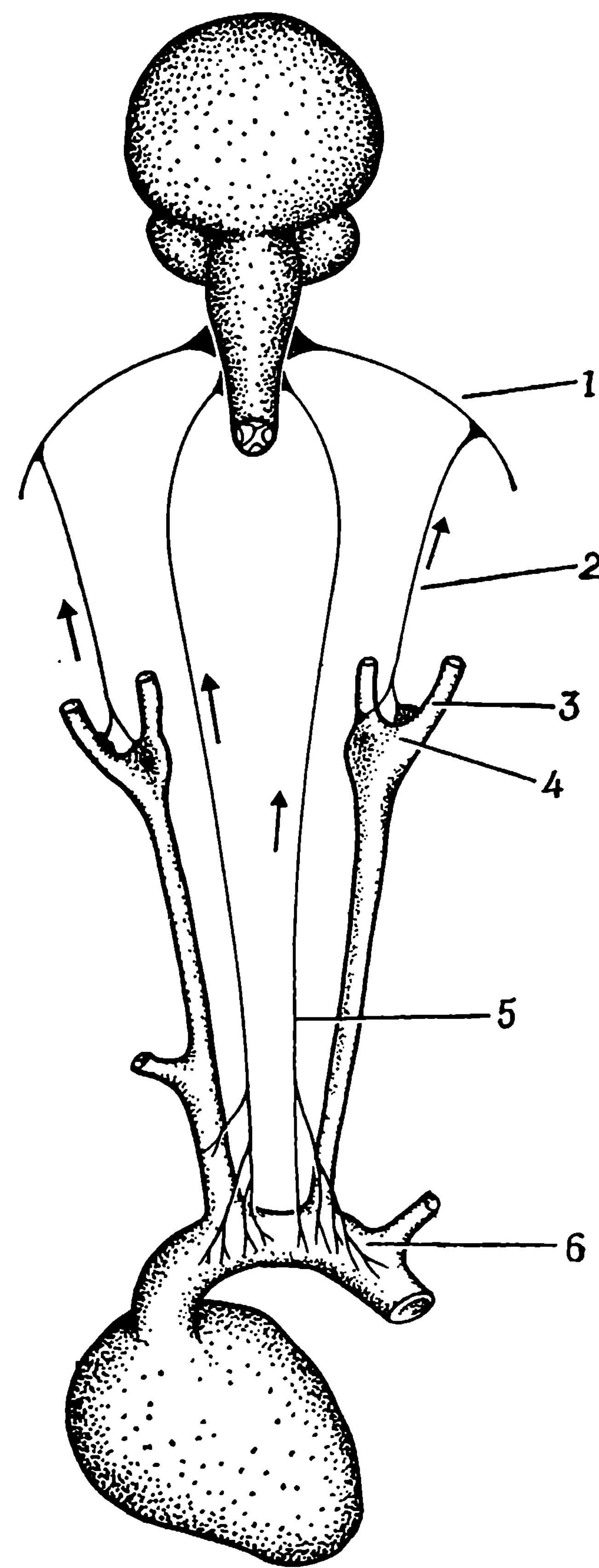


Рис. 374. Барорецепторы, участвующие в регулировании кровяного давления, и их связи с мозгом.

1 — языкоглоточный нерв; 2 — нерв Геринга; 3 — каротидное тельце; 4 — каротидный синус; 5 — блуждающий нерв; 6 — барорецепторы аорты.

ляры. В результате этого жидкость переходит из капилляров в тканевые пространства до тех пор, пока кровяное давление и объем крови не вернутся к норме. Уменьшение объема крови, а следовательно, и кровяного давления вызывает противоположный эффект: жидкость стремится перейти из тканевых пространств в капилляры, возвращая таким образом давление и объем крови к нормальным величинам.

Увеличение объема крови ведет также к повышению давления в почечных клубочках, фильтрационное давление возрастает и почки начинают выделять больше мочи. Этому способствует еще один механизм, основанный на реакции *барорецепторов*, которые имеются в стенках артерий грудной области и шеи (рис. 374); эти чувствительные органы регистрируют степень растяжения артериальных стенок. При повышении кровяного давления растяжение стенок артерий заставляет барорецепторы посылать импульсы в *сосудодвигательный центр*, находящийся в продолговатом мозгу, а отсюда к почкам идут импульсы, вызывающие расслабление гладкой мускулатуры в стенках приносящих артериол почечных клубочков. Это позволяет артериолам расшириться и пропускать больше крови в клубочки.

Увеличение или уменьшение объема тканевой жидкости приводит к соответствующему изменению ее давления, что изменяет соотношение давлений между кровью в капиллярах и тка-

невой жидкостью. Тканевой жидкости в норме свойственно небольшое отрицательное давление (разд. 240); это одна из сил, способствующих переходу воды из капилляров в ткани. При увеличении объема тканевой жидкости это давление падает до нуля и может даже стать положительным, заставляя воду переходить из тканей в кровь. Увеличение объема крови в свою очередь ведет к усиленному мочеотделению, и таким образом избыток тканевой жидкости выводится через кровь в мочу.

Каждая клетка также поддерживает постоянство объема своей жидкости — главным образом путем избирательного поглощения определенных электролитов; она стремится сохранять осмотическое равновесие с внеклеточной жидкостью. Почки непосредственно не регулируют объем внутриклеточной жидкости, но они контролируют его косвенным путем, поддерживая постоянство объема и химического состава внеклеточной жидкости.

В регуляции объема жидкостей участвует еще один нервный центр — *центр жажды*, расположенный в гипоталамусе непосредственно позади осморецепторов (рис. 373). Когда жидкости тела становятся слишком концентрированными, этот центр возбуждается и возникает ощущение жажды; оно заставляет человека или животное пить воду, что приводит к разбавлению жидкостей тела и прекращению стимуляции центра жажды.

ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА

ГЛАВА XX

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Для упорядоченного и эффективного функционирования сложного многоклеточного организма необходима согласованная деятельность его разных частей, а следовательно, необходимы механизмы, контролирующие активность отдельных частей организма, будь то клетки, ткани или органы, и обеспечивающие передачу информации от одних частей к другим и между частями и центрами, которые сопоставляют, интегрируют, хранят и отыскивают нужную информацию и отдают надлежащие команды. Эти функции выполняют в организме две тесно связанные между собой системы — эндокринная и нервная. *Эндокринная система* контролирует процессы, протекающие сравнительно медленно и длительно. *Нервная система* управляет быстрыми реакциями, длительность которых может измеряться миллисекундами.

Макроскопически нервная система выглядит как сеть полупрозрачных, беловатых или сероватых волокон разной толщины, выходящих из центральной светло-серой массы. Еще в начале XX века большинство биологов полагали, что эта система состоит из единой сети клеток, без перерыва переходящих друг в друга. Эта *теория нервного синцития* была окончательно опровергнута испанским гистологом Рамон-и-Кахалом, который с несомненностью показал,

что нервная система построена из отдельных клеток — *нейронов*. Интересно, что он доказал это при помощи метода импрегнации серебром, который был усовершенствован стойким защитником синцитиальной теории — итальянским гистологом Гольджи. В 1906 году этим двум ученым за их исследования в области нейрогистологии была присуждена Нобелевская премия.

264. НЕЙРОН

Структурной и функциональной единицей нервной системы у всех многоклеточных животных служит *нейрон* (рис. 375). Диаметр среднего нейрона составляет несколько менее 0,1 мм. В нейроне обычно различают три части: *тело* клетки, длинный *аксон*, отходящий от одного конца тела, и сильно разветвленные *дендриты*; однако встречается так много исключений из этой общей морфологической схемы, что значение ее весьма ограничено. Функциональное подразделение нейрона оказалось более строгим. *Дендриты* составляют часть нейрона, специализированную для приема сигналов, поступающих из внешней среды или от другой нервной клетки. *Аксон* приспособлен для проведения, или передачи, возбуж-

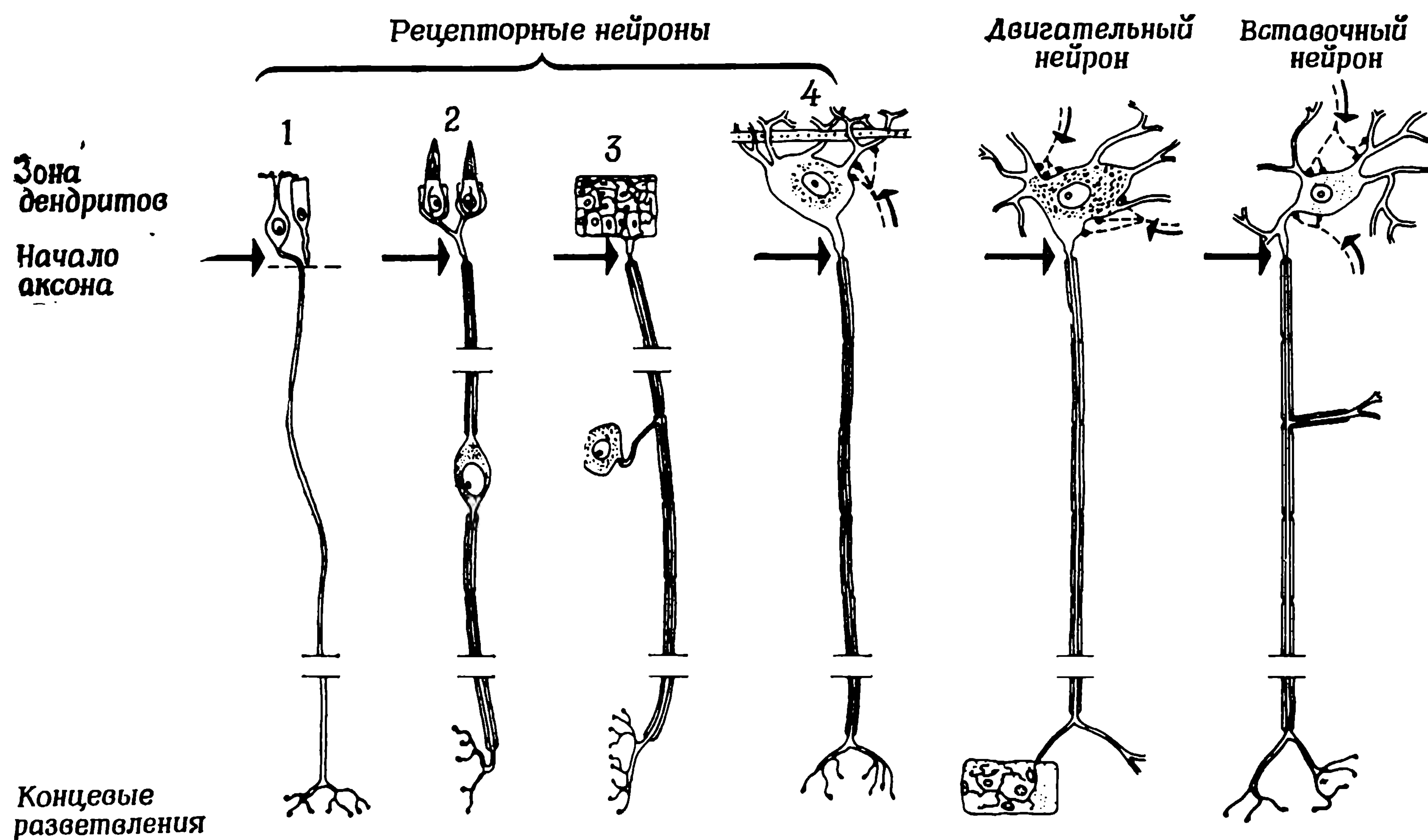


Рис. 375. Схематические изображения различных нейронов.

Эти схемы иллюстрируют представление о том, что со структурно-функциональной точки зрения наиболее существенно не положение тела клетки, а место возникновения нервных импульсов. Считается, что содержимое тела нейрона (хромидиальная нейроплазма, или перикарион) ответственно главным образом за рост аксона и дендритов и за метаболические функции, не связанные с активностью клеточной мембраны. Поэтому положение перикариона не имеет решающего значения для «нервных» аспектов функции нейрона — для генерирования и проведения импульсов и для синаптической передачи. Все изображенные здесь нейроны, кроме рецептора растяжения речного рака (4), принадлежат позвоночным. Рецепторные нейроны: 1 — обонятельные; 2 — слуховой; 3 — кожный; 4 — рецептор растяжения речного рака.

дения в область, удаленную от зоны дендритов; обычно это длинный прямой отросток, от которого могут иногда отходить отдельные боковые ветви (коллатерали). Внутри центральной нервной системы аксон окружают клетки, в совокупности называемые *нейроглией*; за пределами центральной нервной системы он заключен в оболочку из *шванновских клеток*. Аксон оканчивается группой *концевых разветвлений*, которые служат для передачи сигналов другим нейронам или исполнительным органам. *Тело* нейрона выполняет метаболические функции, связанные с жизнедеятельностью и ростом клетки, и расположение его относительно других частей может быть самым различным. Например, у позвоночных в чувствительных нервах, идущих от кожи, оно находится на одной из боковых ветвей аксона. Строение нейронов необычайно разнообразно (рис. 376 и 377). Для разных отделов нервной системы характерны различные функциональные и морфологические типы нейронов.

Огромная длина некоторых нейронов по существу определяется длиной их аксонов. Аксон чувствительного нейрона, находящегося в паль-

це жирафа и едва достигающего 0,1 мм в поперечнике, проходит расстояние в несколько метров до своего окончания в спинном мозгу. Именно пучки аксонов образуют те нервы и нервные стволы, которые можно видеть невооруженным глазом. Аксоны, составляющие нерв, окружены общей соединительнотканной оболочкой.

В функциональном отношении нейроны подразделяются на *чувствительные* (сенсорные), *двигательные* (моторные) и *вставочные* (промежуточные). Чувствительные нейроны, называемые также *афферентными*, либо сами служат *рецепторами* (таковы, например, обонятельные рецепторы), либо соединяют рецепторы (например, вкусовые) с центральной нервной системой и передают последней сенсорную информацию. Двигательные (или *эфферентные*) нейроны проводят сигналы от центральной нервной системы к *эффекторам*, т. е. исполнительным органам (мышцам, железам, а также электрическим и светящимся органам). Вставочные нейроны соединяют между собой две или большее число других нервных клеток; обычно они вместе со своими отростками нахо-

Рис. 376. Нейроны коры больших полушарий.

А. Нейрон типа I (по классификации Гольджи) — пирамидная клетка из коры мозга кролика. Аксон образует многочисленные коллатерали (боковые ветви) поблизости от тела нейрона, а затем вступает в белое вещество мозга, в котором проходит значительное расстояние; на рисунке показан лишь небольшой участок аксона. 1 — аксон; 2 — белое вещество; 3 — коллатерали аксона; 4 — восходящий, или апикальный, дендрит; 5 — его концевые разветвления у наружной поверхности мозга. Б. Нейрон типа II (по Гольджи) из коры головного мозга кошки. На рисунке изображена вся клетка. 1 — аксон, разветвления которого оканчиваются недалеко от тела нейрона; 2 — дендриты.

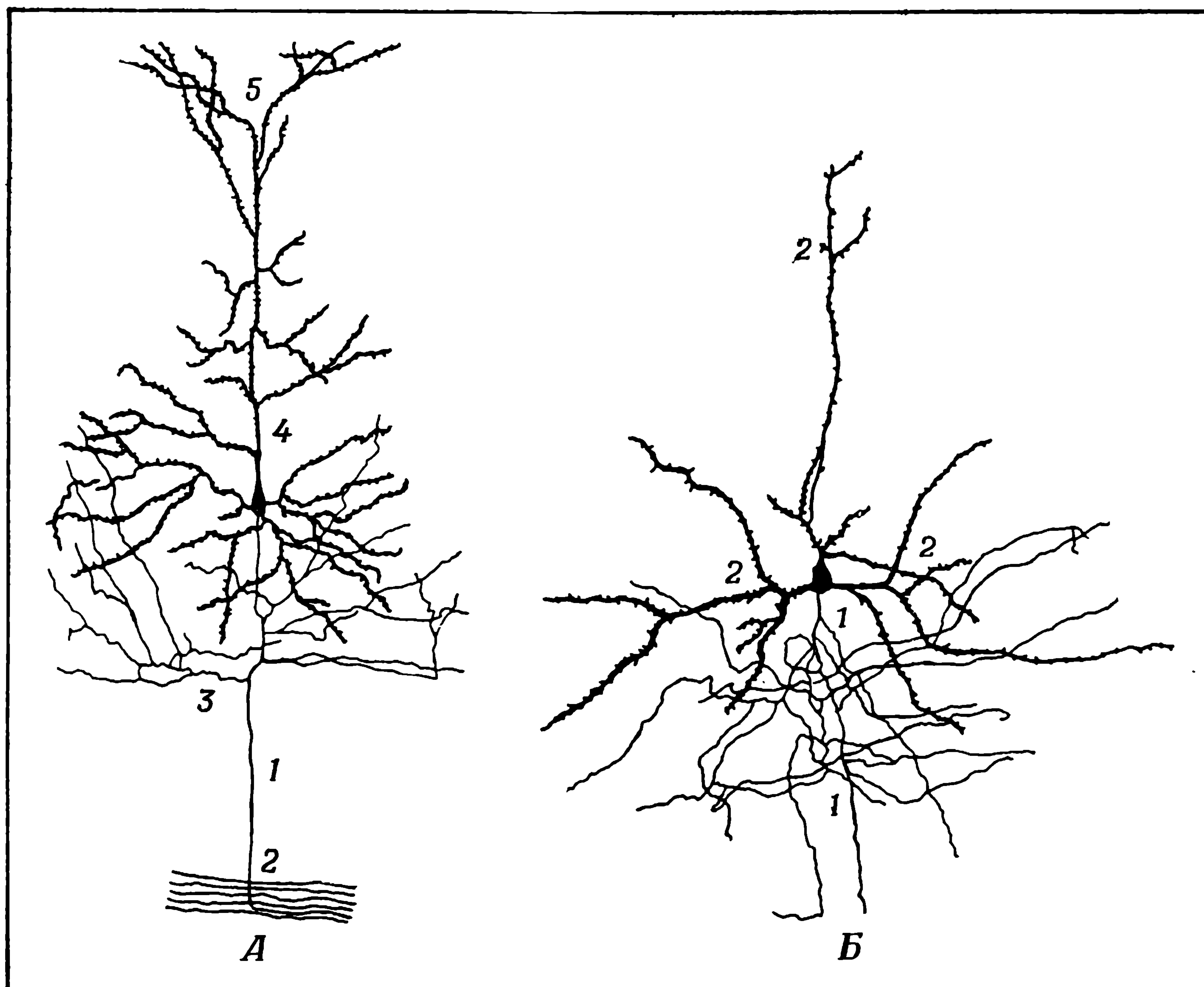
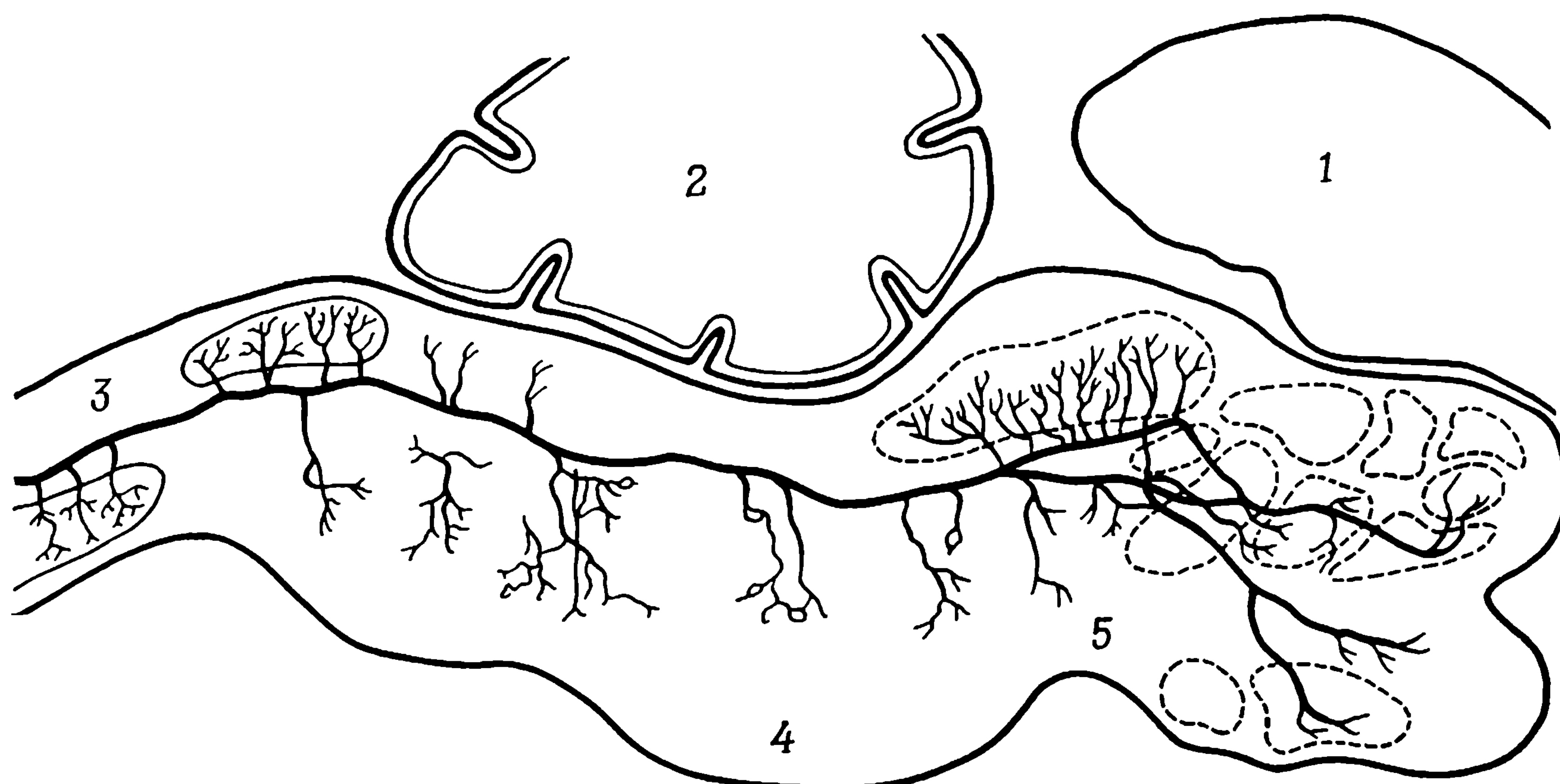


Рис. 377. Схема разветвления одного центрального нейрона.

1 — большое полушарие; 2 — мозжечок; 3 — спинной мозг; 4 — задний мозг; 5 — средний мозг.



дятся внутри центральной нервной системы, тогда как у чувствительных и двигательных нейронов один конец лежит в центральной нервной системе, а другой связан с рецепторами или эффекторами на периферии.

В отличие от аксонов и дендритов, окончания которых разбросаны по всему телу, клеточные тела нейронов обычно сгруппированы в так называемые *ганглии*, или нервные узлы. Ганглием можно назвать любое скопление тел нервных клеток; в качестве примера можно привести спинномозговые ганглии позвоночных

(рис. 378), которые представляют собой просто скопления тел сенсорных нейронов, и *вегетативные ганглии* — группы тел моторных нейронов. Однако чаще ганглий содержит не только тела нервных клеток, но и вставочные нейроны с их отростками; это такой участок, где различные нейроны соединяются друг с другом и где может происходить значительная переработка и интеграция нервных сигналов. Головной мозг — это по существу конгломерат многих слившихся между собой ганглиев.

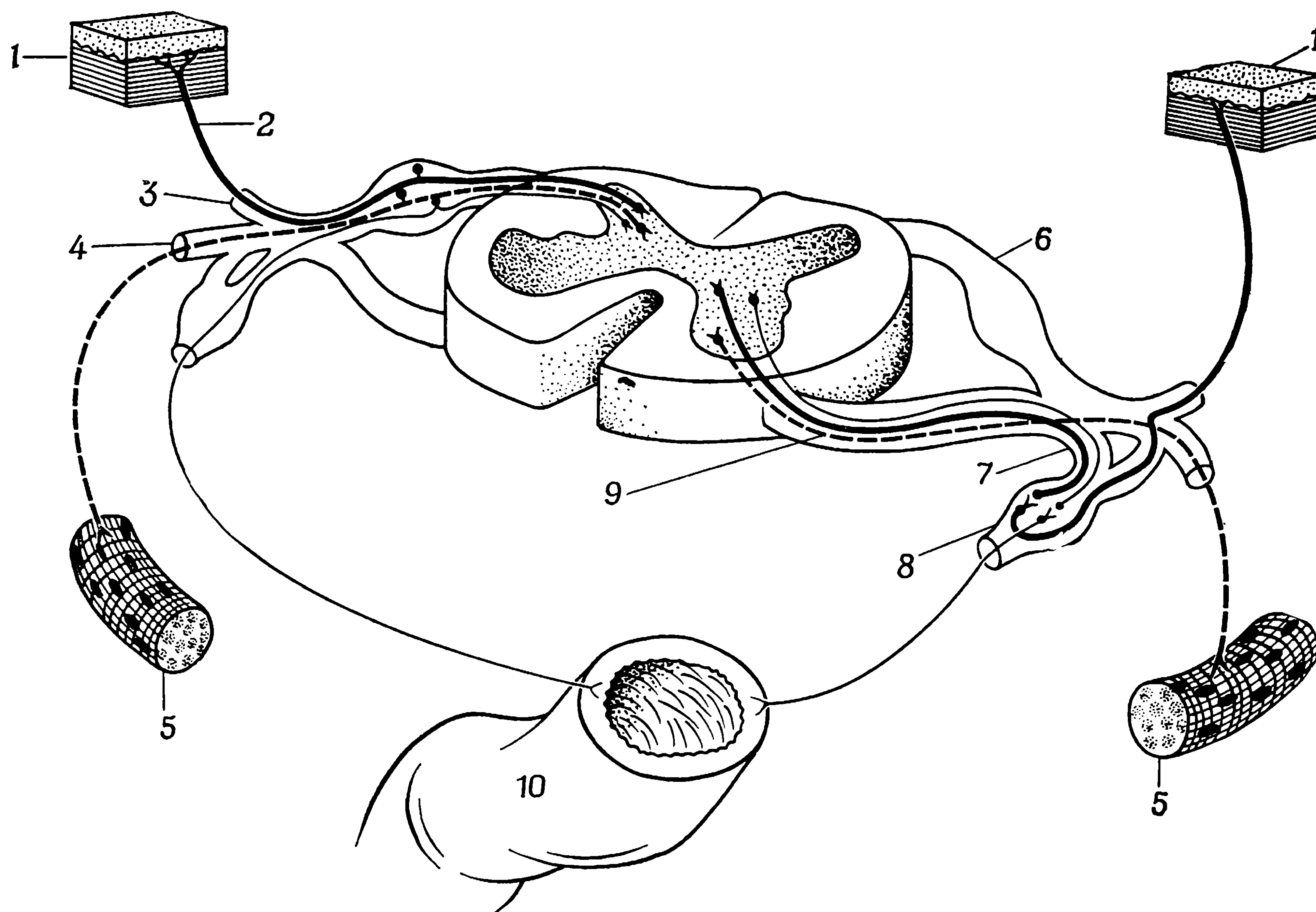


Рис. 378. Схема основных типов чувствительных и двигательных нейронов спинно-мозговых нервов и их связей со спинным мозгом.

Для удобства чувствительные нейроны показаны на левой стороне, а двигательные — на правой, хотя на самом деле на обеих сторонах тела имеются и те и другие. 1 — кожа; 2 — нервные волокна от кожных рецепторов; 3 — задняя ветвь; 4 — передняя ветвь; 5 — скелетная мышца; 6 — ганглий заднего корешка; 7 — вегетативная ветвь; 8 — симпатический ганглий; 9 — передний корешок; 10 — кишечник.

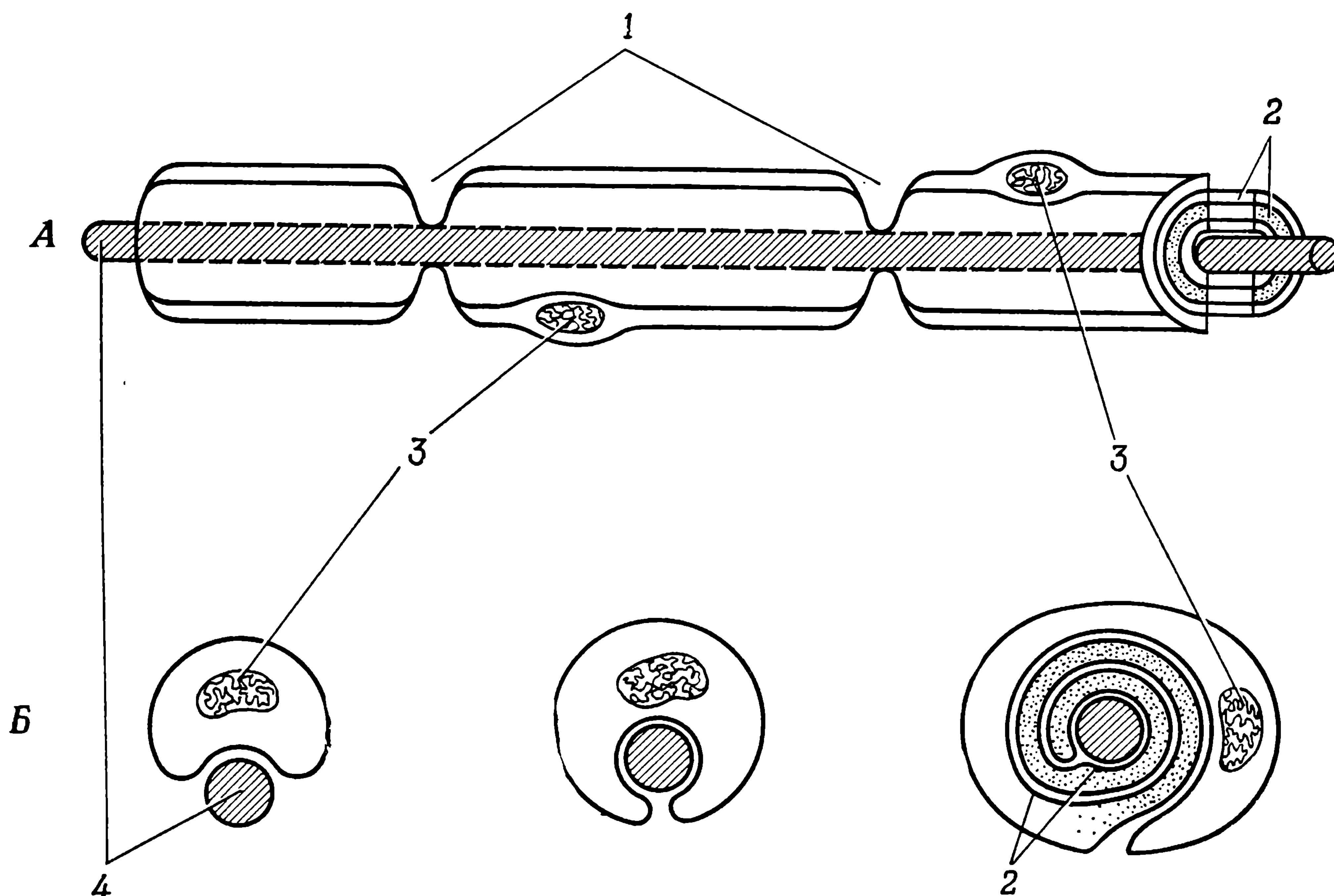
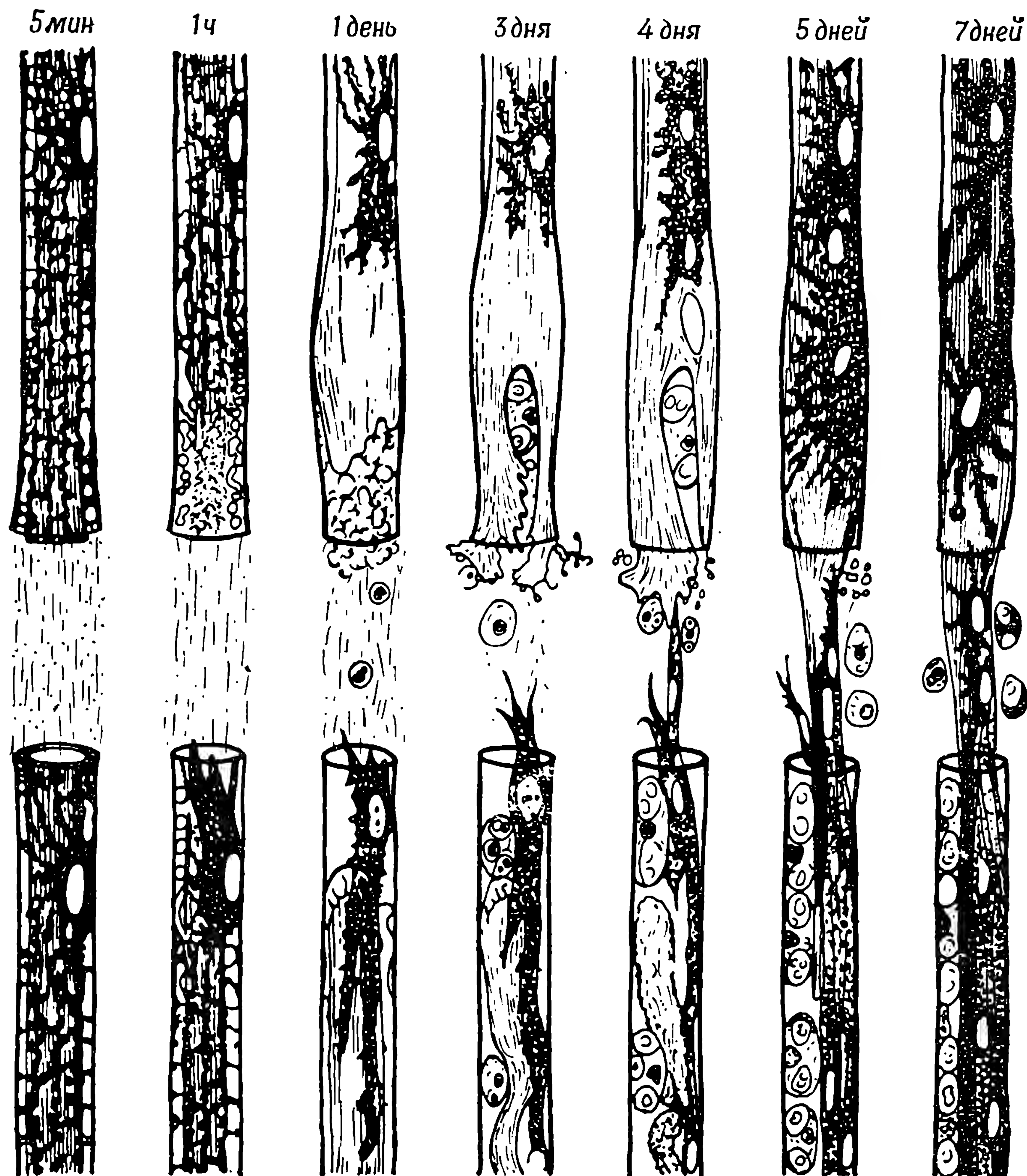


Рис. 379. Клетки, образующие оболочку аксона.

А. Продольный разрез миелинизированного нервного волокна. Б. Последовательные стадии образования оболочки. 1 — перекресты Ранвье; 2 — концентрические слои миелина; 3 — клетка оболочки; 4 — аксон.

Рис. 380. Начало регенерации перерезанного аксона.

Спустя 1 ч после перерезки отмечается ретракция (втягивание) центрального отрезка; через 3 дня начинается регенеративный рост; затем тонкий аксон врастает в дегенерировавший периферический отрезок (5—7-й дни).



У всех животных в центральной нервной системе существуют две зоны, в одной из которых сосредоточены тела нейронов, а в другой — их отростки (нервные волокна). У позвоночных *серое вещество* мозга (расположенное обычно внутри, но в высших центрах головного мозга — также и на поверхности) содержит тела нервных клеток, дендриты и частично аксоны; *белое вещество* состоит исключительно из аксонов. У беспозвоночных наружный слой ганглия состоит из одних только тел нейронов, а внутри находятся нервные волокна.

Нейрон состоит из обычных компонентов, свойственных любой клетке, — из ядра, цитоплазмы, заходящей в самые отдаленные концевые веточки, и клеточной мембраны. Вне центральной нервной системы аксон окружен *неврилеммой*, состоящей из *шванновских клеток*. Эти клетки, мигрирующие из *мезенхимы*, располагаются вдоль аксонов и окутывают их на всем их протяжении. Вокруг некоторых аксонов шванновские клетки откладывают спи-

ральные слои изолирующего материала, называемого *миелином* (рис. 379). Соседние шванновские клетки разделены небольшими промежутками, и в этих местах, называемых *перехватами Ранвье*, аксон не покрыт миелином. Вокруг аксонов, лежащих внутри головного и спинного мозга, миелин образуют не шванновские клетки, а особые клетки-сателлиты — *олигодендроциты*. Нервы, состоящие из сильно миелинизированных волокон, выглядят белыми (таковы нервные волокна в головном и спинном мозгу и нервы, идущие к коже и к мышцам); нервы, в которых мало или вовсе нет миелина, имеют серую окраску.

Роль неврилеммы и миелина не вполне ясна; однако между аксонами и клетками их оболочек существует очевидная взаимозависимость. Если, перерезав аксон, отделить его от тела клетки, он вскоре дегенерирует; пустая трубка из шванновских клеток сохраняется, но миелин в конце концов исчезает. Если тело нейрона не было повреждено, то оно способно регенери-

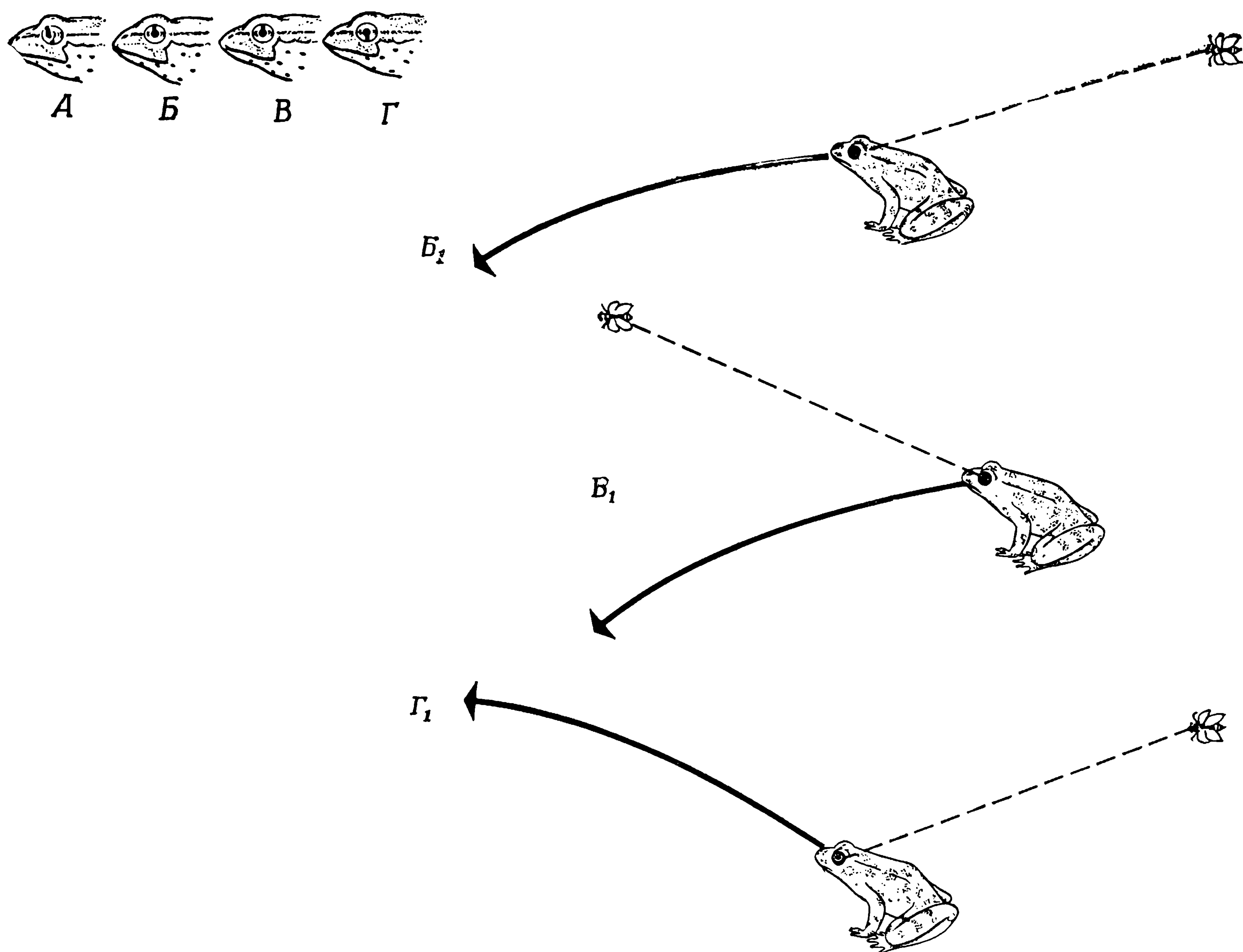


Рис. 381. Опыты с перерезкой зрительного нерва у лягушки.

А. Глаз в нормальном положении. Б и B_1 . Глаз повернут на 180° — лягушка видит муху (и прыгает на нее) в диаметрально противоположном направлении. В и V_1 . Дорзовентральная инверсия (глаз пересажен на другую сторону головы в перевернутом положении) — меняются местами воспринимаемые направления «вверх» и «вниз» и прыжок направлен вниз, хотя муха находится наверху. Г и G_1 . Назотемпоральная инверсия (глаз пересажен на другую сторону в нормальном положении) — меняются местами воспринимаемые направления «вперед» и «назад»; прыжок направлен вверх и вперед, хотя муха находится позади.

ровать новый аксон. Регенеративный рост начинается в первые же дни после перерезки (рис. 380). Кончик растущего аксона проникает в старую оболочку и движется по ней к месту своего назначения в центральной нервной системе или на периферии. Аксоны могут расти и при отсутствии оболочки, если заменить ее чем-нибудь таким, что направляло бы их рост, например отрезком кровеносного сосуда или очень тонкой пластмассовой трубкой. Время, необходимое для регенерации, зависит от того, насколько далеко нерву приходится расти; иногда на это может потребоваться целых два года. При рассечении ткани спинного или головного мозга регенеративный рост бывает очень слабым, а чаще вообще не происходит.

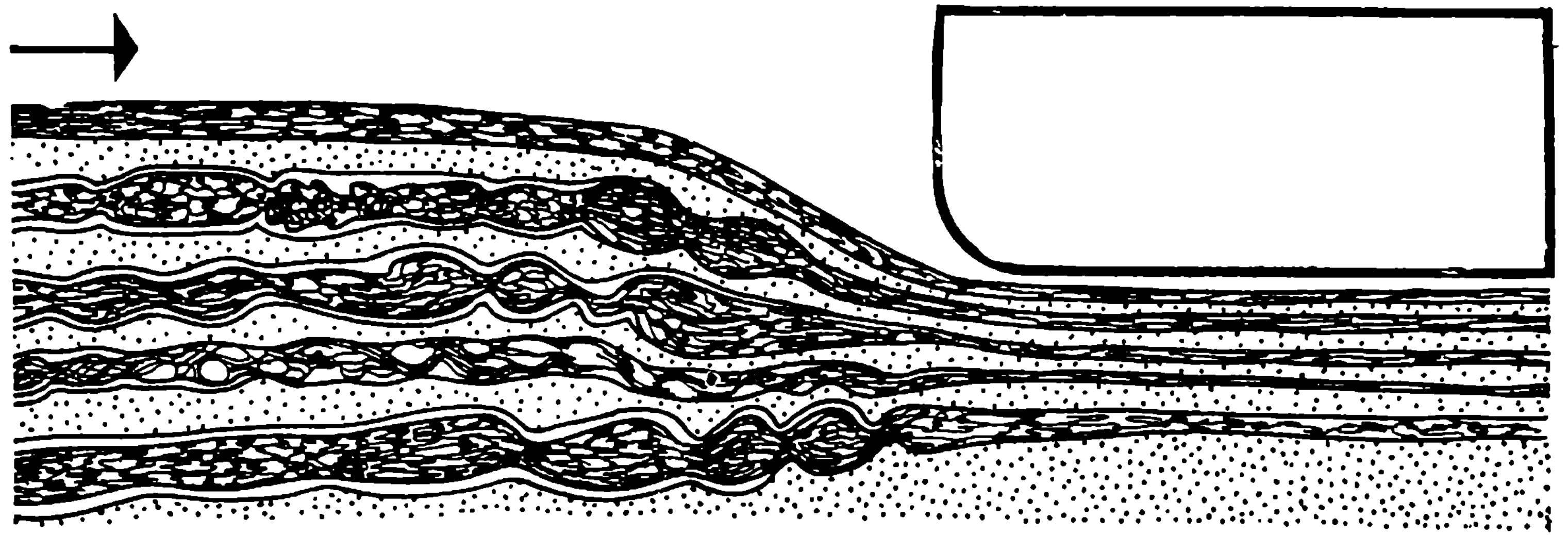
Поразительно то, что каждый регенерирующий аксон перерезанного нерва находит путь

к месту своего прежнего окончания, будь то специфическая связь в центральной нервной системе, определенная мышца или рецептор. Если зародышу амфибии на ранней стадии развития пересадить добавочный зачаток конечности рядом с нормально развивающейся собственной конечностью, то у взрослого животного образуются вместо одной две конечности, которые будут совершать все движения одновременно. Как показывает анатомическое исследование, в этих случаях нерв, иннервирующий нормальную конечность, посылает ветви и к добавочной конечности. Очевидно, последняя оказывает стимулирующее действие на растущие нервы, вызывая образование у них дополнительных ветвей, и, кроме того, направляет их рост.

Те же явления наблюдаются в зрительной системе амфибий. Если перерезать зрительный

Рис. 382. Влияние местного сдавления в течение нескольких недель на нервное волокно.

Справа — частично сдавленный участок. Слева — соседний с ним участок, расположенный ближе к телу нейрона; волокна здесь утолщены и деформированы, на них появились четковидные вздутия. В сдавленном участке волокна тоньше, чем в нормальном нерве.



нерв, то аксоны нервных клеток сетчатки регенерируют и устанавливают надлежащие связи с центральной нервной системой. Это подтверждается данными о поведении оперированных животных. Лягушка с регенерировавшим зрительным нервом, увидев муху, ловит ее точным броском (рис. 381, А); эта правильная зрительно-двигательная реакция говорит о восстановлении топологического соответствия между различными точками сетчатки и их проекциями в зрительной зоне мозга. Если же глаз после перерезки зрительного нерва повернуть на 180° (рис. 381, Б), направление прыжка тоже будет отклоняться на 180° от нужного направления (Б₁); это объясняется тем, что регенерирующие аксоны по-прежнему устанавливают связи с надлежащими пунктами в мозгу, но сама сетчатка перевернута «вверх ногами».

Важнейшая функция миелиновой оболочки связана с особым механизмом проведения нервного импульса; мы рассмотрим ее в следующем разделе. Возможно, что у этой оболочки есть и другие функции. Нейрон, несомненно, оказывает на нее влияние. Если аксон отделить от расположенного далеко от него тела клетки, миелин уже через несколько минут начинает дегенерировать. Очевидно, что нейрон играет какую-то трофическую роль, необходимую для нормальной жизнедеятельности шванновских клеток. Более того, теперь уже ясно, что нервная система не только передает импульсы, но трофически связана со всеми иннервируемыми ею органами. Наличие нервов необходимо для регенерации ампутированных конечностей у амфибий, для поддержания в нормальном состоянии вкусовых рецепторов языка и для сохранения работоспособности мышц. Очевидно, по длинным отросткам нейронов распространяются не только нервные импульсы; показано, что и сама цитоплазма активно перемещается по направлению от тела клетки к окончанию аксона (рис. 382).

265. СИНАПСЫ

Поскольку нервная система состоит из обособленных элементов — нейронов, но действует как единая система проводящих путей, ясно, что между нейронами имеются функциональ-

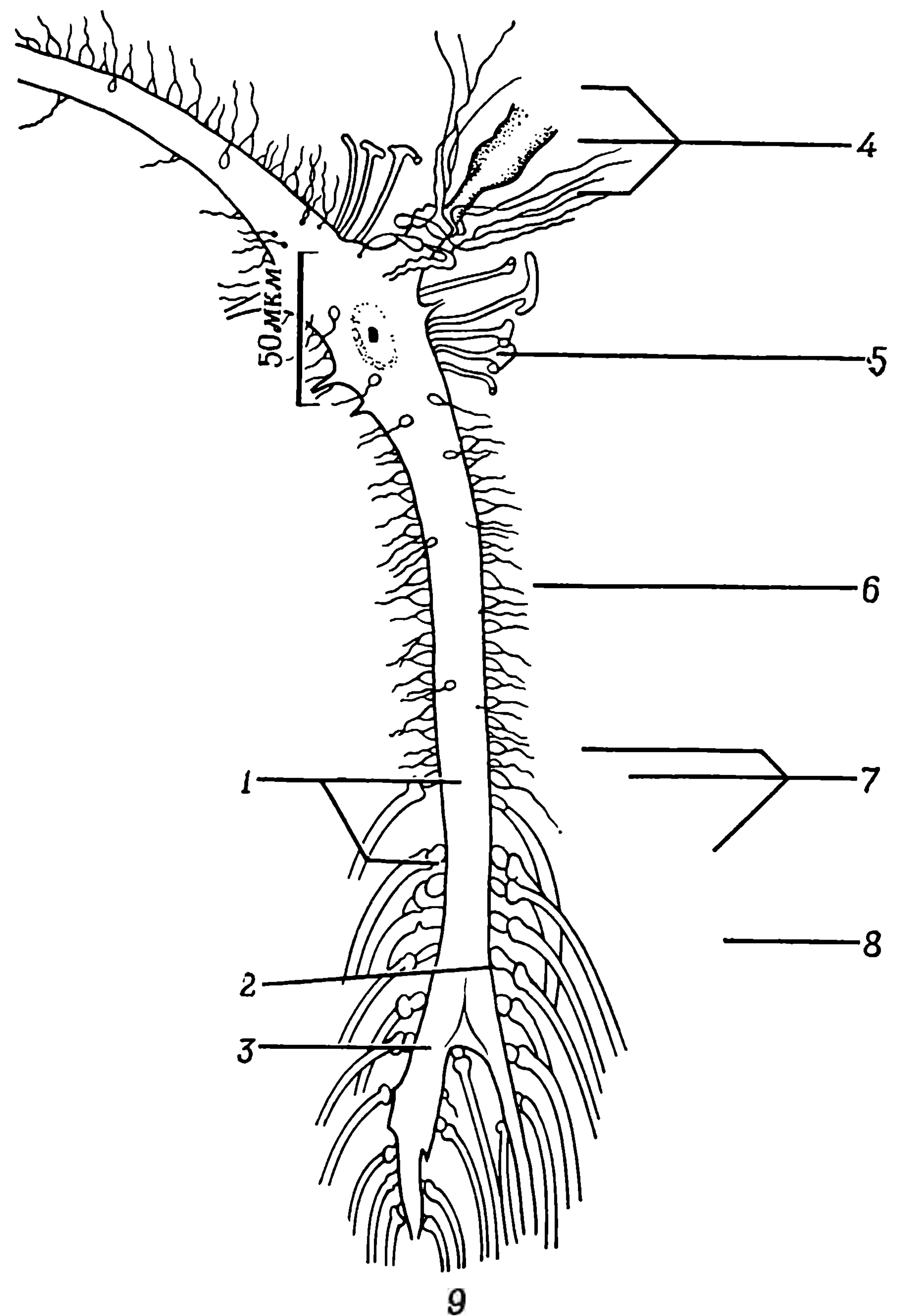


Рис. 383. Разнообразие синапсов, встречающихся на одном и том же нейроне (часть маутнеровского волокна золотой рыбки, перерисованная со срезов, окрашенных протарголом).

1 — волокна вестибулярного нерва (контралатеральные), коллатерали которых образуют мелкие булабовидные окончания; 2 — аксон; 3 — первое междоузлие миелиновой оболочки аксона; 4 — булабовидные окончания волокон (ипсилатеральных) вестибулярного нерва; 5 — боковой дендрит; 6 — крупные концевые луковицы; 7 — мелкие дендриты; 8 — мелкие концевые луковицы; 9 — спиральные волокна.

ные связи. Шеррингтон назвал эти межнейронные соединения *синапсами*. Синапс — это такой участок, где одна нервная клетка (называемая *пресинаптической*) соприкасается или почти соприкасается с другой (*постсинаптической*) и может воздействовать на нее (рис. 383). Если имеется синаптический промежуток, то ширина его редко превышает 50 нм (рис. 384). Синаптическое соединение между двумя нейронами ограничено лишь очень небольшим участком их поверхности. В нервной системе позвоночных существует много синапсов между концевыми веточками аксона и телом постсинаптического нейрона. У беспозвоночных большинство синапсов образуется между окончаниями аксонов и разветвлениями дендритов. Почти все синапсы передают возбуждение только в одном направлении — с пресинаптического нейрона на постсинаптический. Для синаптического участка аксона характерно скопление мелких округлых телец — *синаптических пузырьков* диаметром от 10 до 20 нм (у позвоночных) (рис. 385). Полагают, что эти пузырьки содержат специфическое вещество, которое при возбуждении аксона освобождает-

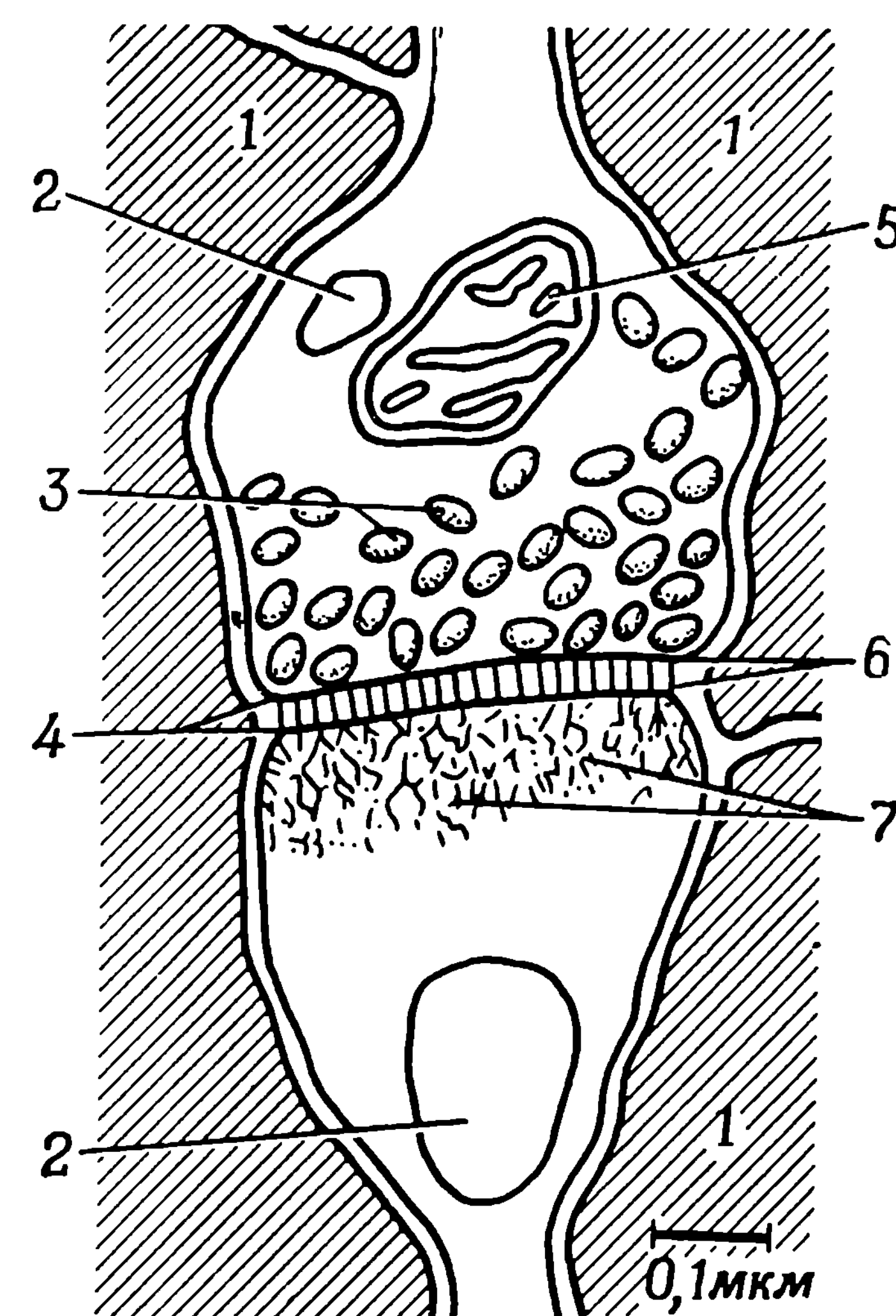


Рис. 385. Форма синапса, обычная для головного мозга млекопитающих.

Вверху — пресинаптическая структура, принадлежащая аксону, внизу — постсинаптическая, принадлежащая дендриту. 1 — глия; 2 — везикулярное тельце; 3 — синаптические пузырьки; 4 — межсинаптические нити; 5 — митохондрия; 6 — синаптическая щель; 7 — субсинаптическая сеть.

ется и может вызывать возбуждение постсинаптической клетки (разд. 268).

Сложность строения синапсов и их разнообразие очень велики (рис. 386). Различия в строении и в пространственном расположении синапсов, безусловно, имеют какое-то функциональное значение, но наши знания в этой области пока еще очень скудны.

266. НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС

Во второй половине XVIII века итальянский ученый Гальвани обнаружил, что мышцы ног лягушки сокращаются, если набросить на них отпрепарированный седалищный нерв. В этом опыте Гальвани, еще сам того не сознавая, продемонстрировал, что нервы служат источником электричества и что это электричество заставляет мышцы сокращаться. В последующий период сложилось представление, что нервный импульс — это просто электрический ток и что нервы действуют как обычные проводники. Гельмгольц показал, однако, что импульс распространяется слишком медленно, для того чтобы его можно было считать чисто электрическим явлением. Он определил скорость проведения импульса в нервно-мышечном препарате, раздражая нерв на различных расстояниях от мышцы и измеряя промежуток времени между раздражением и сокращением. Оказалось, что у лягушки импульс распространяется со скоростью около 30 м в секунду. Было

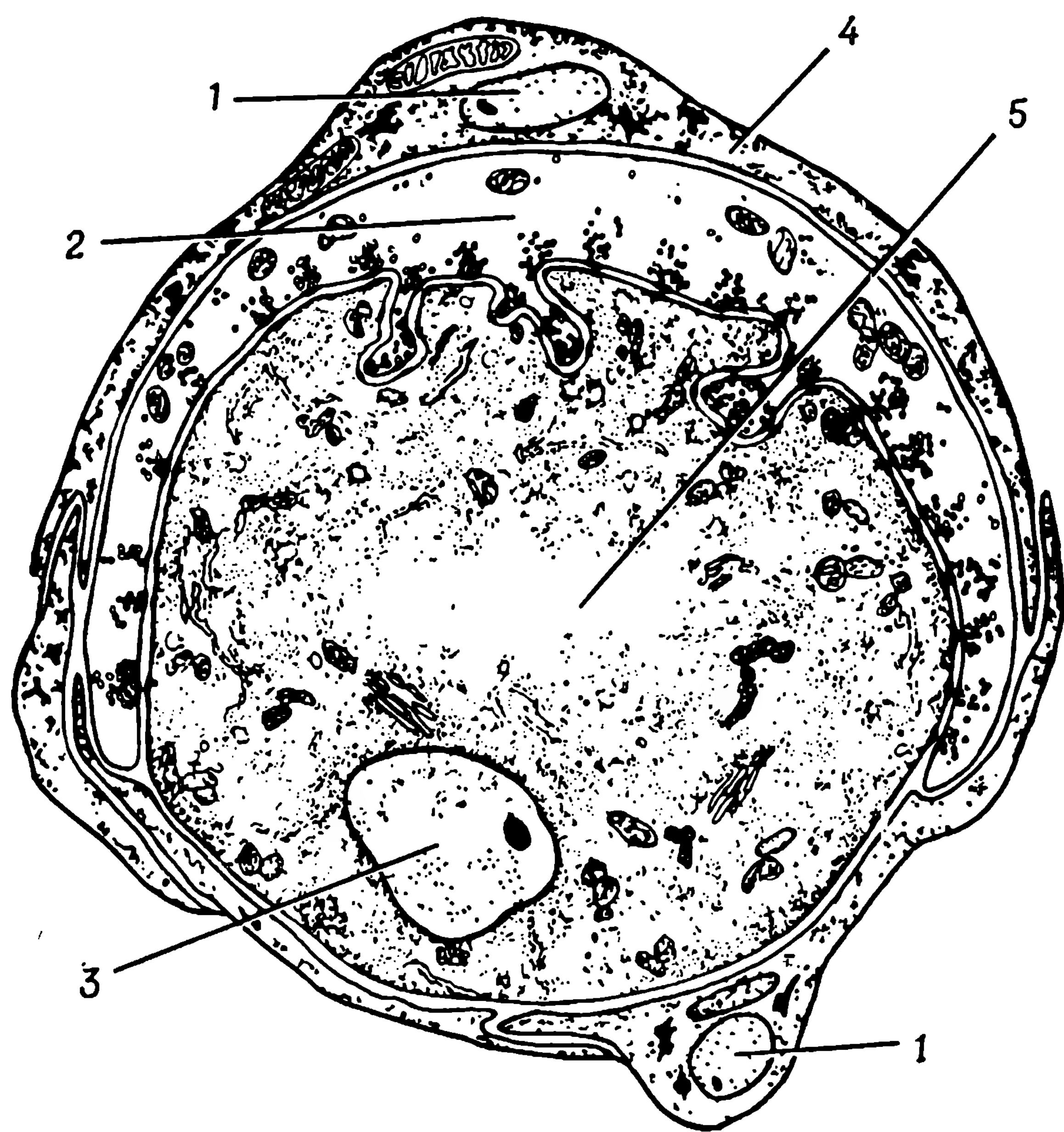


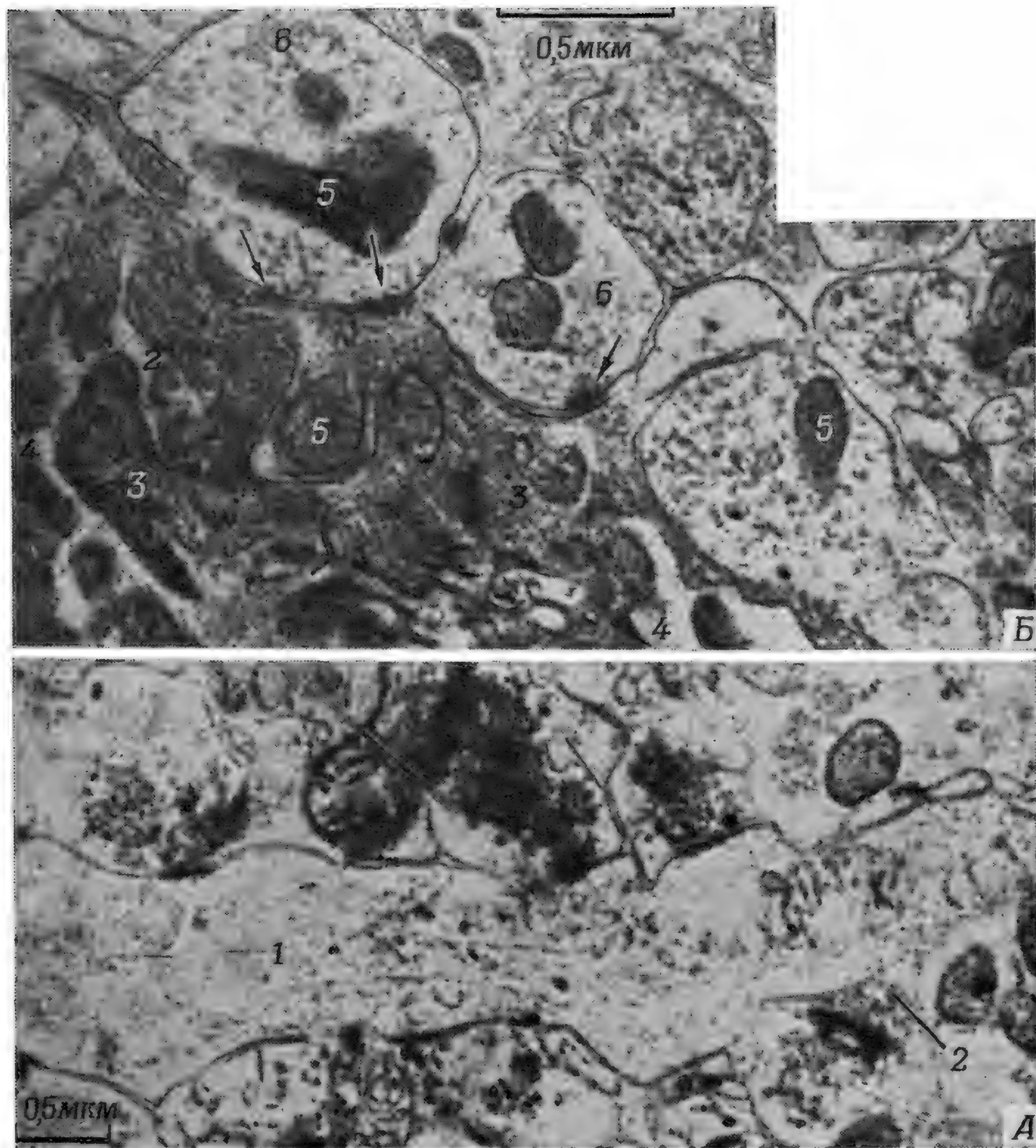
Рис. 384. Строение чашеобразного синапса в ресничном ганглии цыпленка по данным электронной микроскопии.

Видны уплотненные участки обеих синаптических мембран и расположенные в этих местах группы синаптических пузырьков; обратите внимание на равномерную ширину щели между мембранами (от 30 до 40 нм).

1 — ядро шванновской клетки; 2 — чашеобразное окончание аксона; 3 — ядро ганглиозной клетки; 4 — шванновская клетка; 5 — ганглиозная клетка.

Рис. 386. Синапсы двух типов в коре больших полушарий (электронные микрофотографии срезов зрительной коры крысы).

А. Группа синаптических соединений 1-го типа на тонком дендрите (1). В синапсах этого типа обе синаптические мембраны, особенно постсинаптическая, на значительной части своего протяжения утолщены и уплотнены; утолщенные участки обеих мембран разделены более широким промежутком, чем неутолщенные; при большом увеличении в синаптической щели можно видеть слой промежуточного материала. 2 — шипик с синапсом на тонком дендрите. Б. Синапсы 2-го типа (указаны стрелками) на теле нейрона. Цитоплазма пресинаптической клетки (2) содержит характерные гранулы (3) и цистерны (4) эндоплазматической сети. В синапсах этого типа утолщены лишь небольшие участки обеих мембран (обе мембраны — в одинаковой степени), щель между утолщенными участками почти такой же ширины, как и в соседних участках, и нет ясно видимого промежуточного материала. 5 — митохондрии; 6 — пресинаптическое окончание с группой пузырьков.



установлено также, что мертвый или раздавленный нерв продолжает проводить ток, но не способен передавать импульсы. Теперь мы знаем, что нервный импульс — это не электрический ток, а распространяющаяся *электрохимическая реакция*.

Рассмотрим сначала электрические проявления активности нерва. Во всех клетках существует разность потенциалов по обе стороны мембраны. Эту разность можно измерить, если ввести один электрод, у которого не изолирован только самый кончик, *внутрь* клетки и приложить другой электрод к *наружной* поверхности клетки, включив между ними подходящий измерительный прибор (*гальванометр* или *осциллоскоп*). В нейроне эта разность потенциалов составляет около 60 мВ (с отрицательным полюсом внутри и положительным снаружи); ее называют *потенциалом покоя*. Если оба электрода приложены к *наружной*

поверхности нейрона, то они не регистрируют никакой разности потенциалов, так как потенциал во всех участках поверхности одинаков.

При любом раздражении нейрона (электрическим током, прикосновением, каким-либо повреждающим агентом и т. п.) потенциал покоя изменяется. Он может увеличиться, уменьшиться и даже упасть до нуля. Когда нейрон не подвергается раздражению, говорят, что он *поляризован* (имея в виду потенциал покоя); при стимуляции же он *деполяризуется*. Когда нейрон полностью деполяризован, регистрирующий прибор не обнаруживает никакой разности потенциалов по обе стороны его поверхности мембраны. Но если приложить к поверхности нейрона два электрода, из которых один будет находиться в точке раздражения, а другой — на участке, не подвергнутом раздражению, то прибор покажет, что первый электрод заряжен отрицательно по отношению

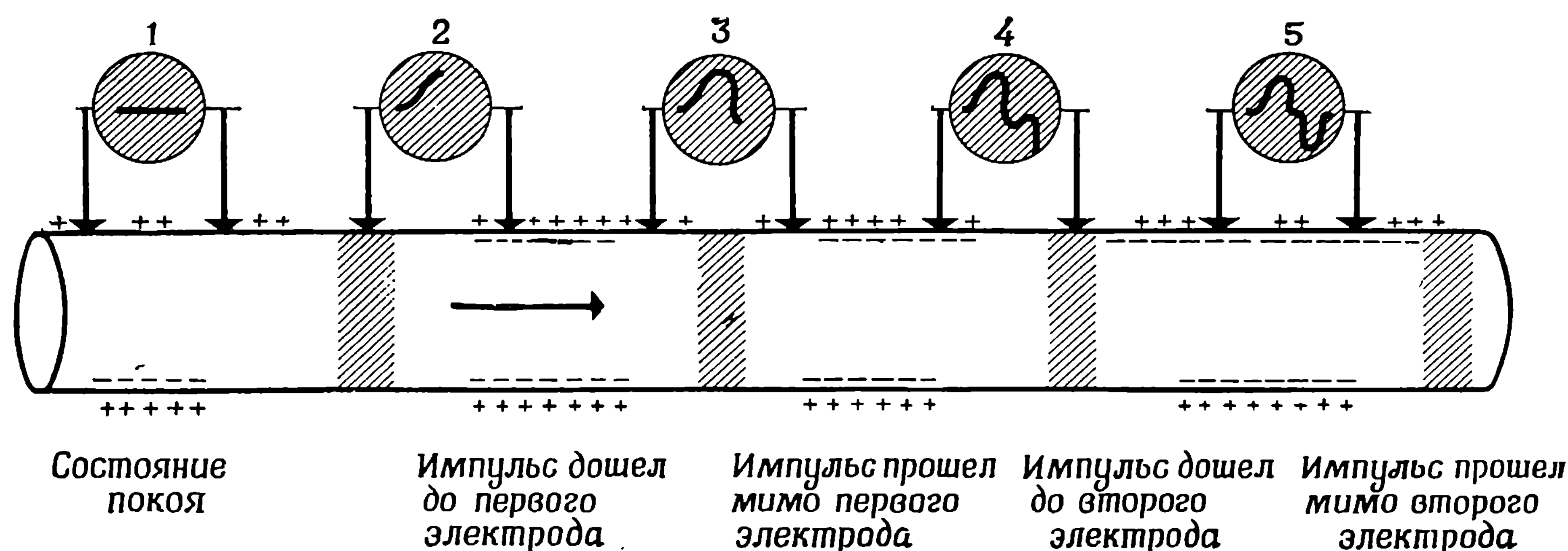


Рис. 387. Схема электрических явлений в нервном волокне при прохождении импульса (в данном случае слева направо).

Показаны последовательные изменения, наблюдаемые на экране осциллографа при прохождении импульса мимо двух электродов, приложенных к наружной поверхности волокна. 1 — состояние покоя, оба электрода регистрируют один и тот же потенциал; 2 — импульс доходит до первого электрода, здесь происходит деполяризация мембраны, и электрод становится электроотрицательным по отношению ко второму электроду; 3 — импульс прошел мимо первого электрода, участок под ним снова поляризован, а под вторым электродом еще не деполяризован; кривая возвращается к нулевому уровню, так как между электродами нет никакой разности потенциалов; 4 — импульс дошел до второго электрода, который становится теперь электроотрицательным по отношению к первому, так что ток течет в обратном направлении; 5 — участки под обоими электродами снова поляризованы, и кривая вновь возвращается к нулевому уровню. Полученную картину называют двухфазным потенциалом действия.

к второму (рис. 387). Это обусловлено тем, что участок нейрона под вторым электродом все еще остается поляризованным (наружная сторона мембраны заряжена положительно по отношению к внутренней), тогда как под первым электродом разность потенциалов по обе стороны мембраны исчезла или уменьшилась и наружная сторона ее стала электроотрицательной *относительно участка, не подвергавшегося раздражению*. Такого рода *местное состояние деполяризации* может быть начальным этапом возникновения *нервного импульса*.

Этот местный потенциал развивается медленно, и если он не достигнет критической величины, то происходящие в нейроне восстановительные процессы, которые приводят к реполяризации мембраны, постепенно уничтожат возникшую разность потенциалов и изменение останется чисто локальным событием. Но если деполяризация достаточно быстро достигнет критического уровня, то она сама вызовет раздражение соседних участков аксона по обе стороны от себя: в результате местной стимуляции возникнет электрический ток, направленный от двух неактивных пока участков к деполяризованному участку. Затем два новых деполяризованных участка начнут стимулировать примыкающие к ним неактивные области, и так далее, т. е. возникнет цепная реакция. Таким образом это «самовоспроизводящееся» состояние деполяризации будет распространяться по нервному волокну.

Такого рода распространяющуюся деполяри-

зацию называют *потенциалом действия*. В отличие от *генераторного потенциала*, который развивается медленно и может достигать различной величины, потенциал действия возникает быстро (его длительность около 2 мс) по закону «все или ничего»: он либо «вспыхивает» до максимального напряжения, либо не возникает вовсе. После такой вспышки должно пройти определенное время, прежде чем сможет возникнуть второй потенциал действия. Этот промежуток, называемый *периодом абсолютной рефрактерности*, длится от 0,2 до 2 мс. В большинстве случаев дело не ограничивается одиночным потенциалом действия — возникают и передаются по нерву целые «очереды» (или, как говорят, «залпы») импульсов. Потенциал действия может распространяться по нейрону в обе стороны от места своего возникновения, но в обычных условиях он движется по дендриту к телу клетки, а затем удаляется от нее по аксону.

Химические и электрические процессы, с которыми связана передача нервного импульса, во многом сходны с процессами, происходящими при мышечном сокращении. Но проводящий импульсы нерв расходует очень мало энергии по сравнению с сокращающейся мышцей; теплота, образующаяся при раздражении нерва в течение 1 мин, в расчете на 1 г ткани эквивалентна энергии, выделяющейся при окислении 0,000 001 г гликогена. Это означает, что, если бы нерв содержал в качестве источника энергии лишь 1% гликогена, его можно было

бы стимулировать непрерывно в течение недели и запас гликогена не был бы исчерпан. При достаточном снабжении кислородом нервные волокна практически неустоляемы. Какова бы ни была природа «умственного утомления», это не может быть настоящим утомлением нервных волокон.

267. МЕМБРАННАЯ ТЕОРИЯ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Согласно мембранной теории, электрические явления в нервном волокне определяются избирательной проницаемостью мембраны нервной клетки для *ионов натрия* и *калия*, а эта проницаемость в свою очередь регулируется разностью потенциалов по обе стороны мембраны.

Аксон по существу представляет собой длинную цилиндрическую трубку, поверхностная мембрана которой разделяет два раствора различного химического состава, но с одной и той же общей концентрацией ионов. В наружном растворе преобладают ионы натрия и хлора, а во внутреннем — ионы калия и разнообразные органические ионы. Внутри гигантского аксона кальмара, на котором проводилось большинство экспериментов и который служит для исследователей прототипом всех других аксонов, концентрация натрия почти в 10 раз меньше, хлорида (ионов хлора) — примерно в 5—10 раз меньше, а калия — примерно в 40 раз больше, чем в окружающей жидкости. Мембрана, толщина которой равна около 5 нм, обладает высоким электрическим сопротивлением, малой и притом избирательной ионной проницаемостью и большой емкостью. Калий и хлор диффундируют через эту мембрану сравнительно легко, но ее проницаемость для натрия незначительна. Калий стремится просачиваться из аксона наружу, а натрий — внутрь аксона. Вследствие избирательной проницаемости мембраны калий выходит наружу быстрее, чем натрий проникает внутрь, и это обстоятельство вместе с тем фактом, что отрицательно заряженные органические ионы не могут выходить из аксона, ведет к возрастанию электроотрицательности внутриклеточной среды. Достигнув определенной величины, внутренний отрицательный заряд начинает препятствовать выходу калия. Если бы ничто не противодействовало диффузии ионов, то ионные условия в конце концов изменились бы и пришли к новому равновесному состоянию. В действительности, однако, сохраняется стационарное состояние; это обусловлено работой механизма, получившего название *натриевого насоса*: он состоит в активном переносе ионов

натрия изнутри наружу против концентрационного и электрохимического градиентов, за счет энергии, которую обеспечивают обычные метаболические процессы с участием АТФ, протекающие в нервной клетке. Натриевый насос можно «выключить», отравив клетку каким-либо ингибитором обмена, например циа-нидом.

Выведение ионов натрия сопровождается поглощением ионов калия; подробности этого процесса неизвестны, однако можно предполагать, что на поверхности клетки происходит обмен катионами, в результате которого на каждый выведенный из клетки ион натрия в нее входит один ион калия. Ионная проницаемость клеточной мембраны относительно невысока, так что даже если выключить натриевый насос, пройдет немало часов, прежде чем градиенты концентраций между обеими сторонами мембраны исчезнут. Потенциал покоя в невозбужденном нерве возникает в результате этих различий в концентрациях ионов и поддерживается за счет метаболических процессов.

Возникновение и распространение потенциала действия происходит за счет электрохимической энергии, связанной с потенциалом покоя (рис. 388). Проницаемость мембраны зависит от величины трансмембранного электрического потенциала. Возбуждение нерва связано с мгновенным изменением проницаемости его мембраны для натрия. По мере того как натрий переходит внутрь, мембрана деполяризуется; этот процесс прогрессивно нарастает, так как он сам себя усиливает. В результате проникновения натрия в аксон потенциал падает до нуля и отклоняется в другую сторону примерно до +50 мВ (рис. 388, Г). Спустя 1—2 мс проницаемость для натрия снова уменьшается, и тогда калий начинает выходить наружу; это приводит к восстановлению потенциала покоя, т. е. к реполяризации. С завершением реполяризации проницаемость для калия возвращается к обычному уровню. Натриевый насос начинает теперь медленно выводить наружу избыточный натрий, проникший в клетку во время предшествовавших событий. Все эти события занимают всего несколько миллисекунд, причем ионы натрия и калия перемещаются в это время по соответствующим концентрационным градиентам. Общее количество участвующих в этом процессе ионов настолько мало, что после передачи одного импульса невозможно обнаружить изменение их концентрации в аксоне. Гигантский аксон кальмара даже при выключенном натриевом насосе может провести сотни тысяч импульсов, прежде чем

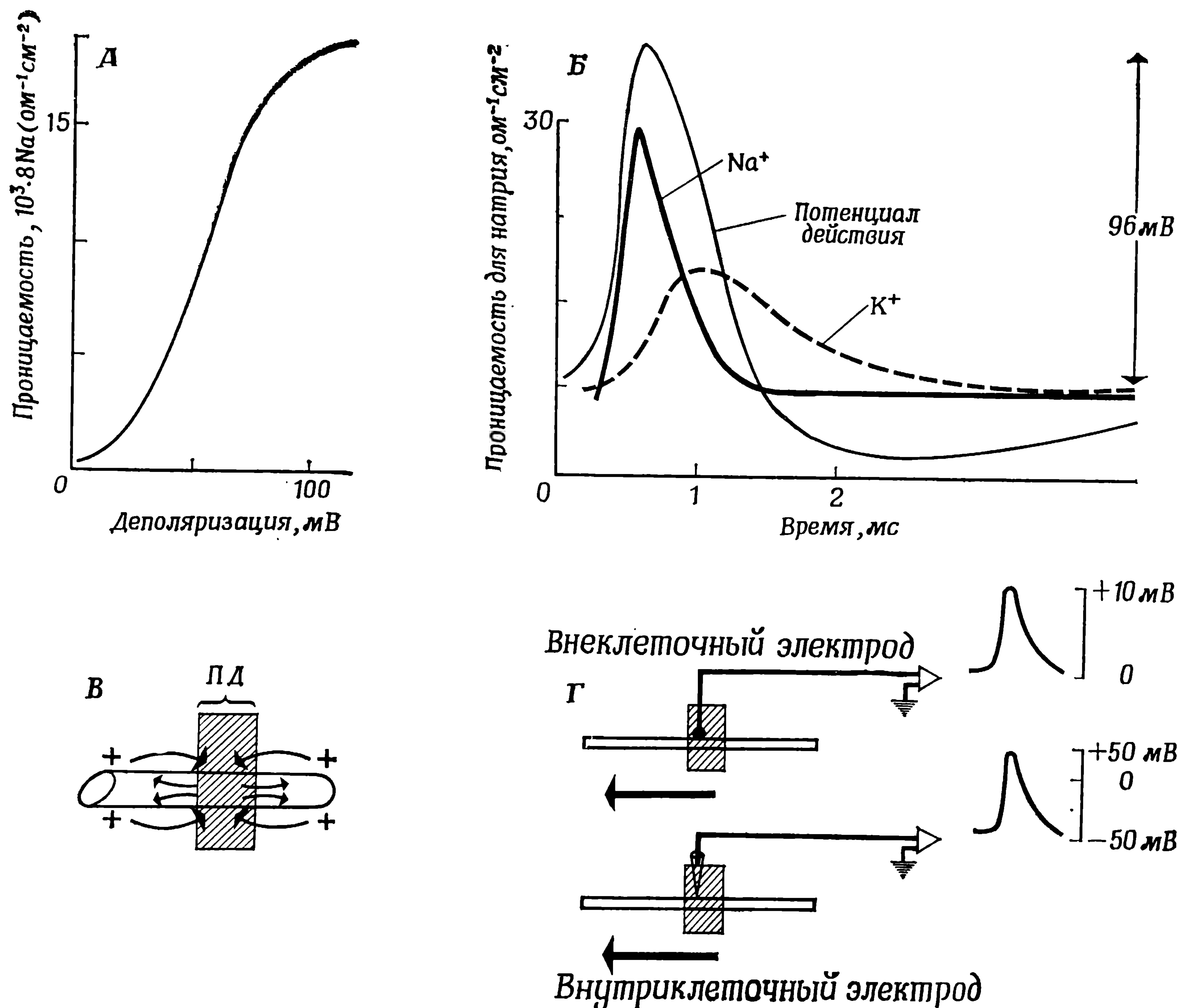


Рис. 388. Механизм возникновения нервного импульса.

А. Увеличение проницаемости мембраны для ионов натрия при ее деполяризации. Б. Переход ионов Na^+ и K^+ через мембрану во время потенциала действия. В. Схема электротонических токов на участках, смежных с областью потенциала действия (ПД). Г. Схемы внеклеточной и внутриклеточной записи потенциалов действия. При использовании внутриклеточного микроэлектрода смещение потенциала регистрируется полностью, тогда как внеклеточный электрод позволяет записать только ту часть кривой, которая переходит за нулевую линию в область положительных величин.

запасы аккумулированных ионов будут израсходованы.

Потенциал действия распространяется благодаря тому, что перед ним по ходу его движения возникают *электротонические токи*. Этот процесс можно сравнить с зарядкой и разрядкой конденсатора. В любом участке, где возник потенциал действия, ток течет по направлениям, указанным на рис. 389. Обратите внимание, что цепь замыкается током, который протекает в окружающем нерв растворе. Если нерв поместить в минеральное масло, около нерва останется лишь тонкая пленка проводящей ток жидкости и наружное сопротивление (R_e) сильно повысится. Эффективность протекающего тока в смысле продвижения импульса зависит от силы этого тока и от сопротивления мембра-

ны аксона, а также сопротивления его цитоплазмы и окружающей среды. Эти факторы определяют, на каком расстоянии от возбужденного участка проницаемость мембраны увеличится в такой мере, что начнется регенеративное (самоусиливающееся) поглощение аксоном натрия. Представление о том, что потенциал действия распространяется благодаря текущим впереди него электротоническим токам, получило название *теории местных токов*.

Скорость проведения импульсов возрастает с увеличением диаметра аксона, так как при этом снижается внутреннее сопротивление (R). Таким образом, толстые нервные волокна проводят возбуждение быстрее, чем тонкие. Во многих группах животных (за исключением высших позвоночных) у некоторых форм

Рис. 389. Влияние электропроводности различных участков нервного волокна на электротонические токи, вызываемые потенциалом действия.

Заштрихованная область — мембрана аксона; R_e — сопротивление внеклеточной среды; R_m — сопротивление мембраны; R_i — сопротивление аксоплазмы. Длина стрелок соответствует относительной величине тока.

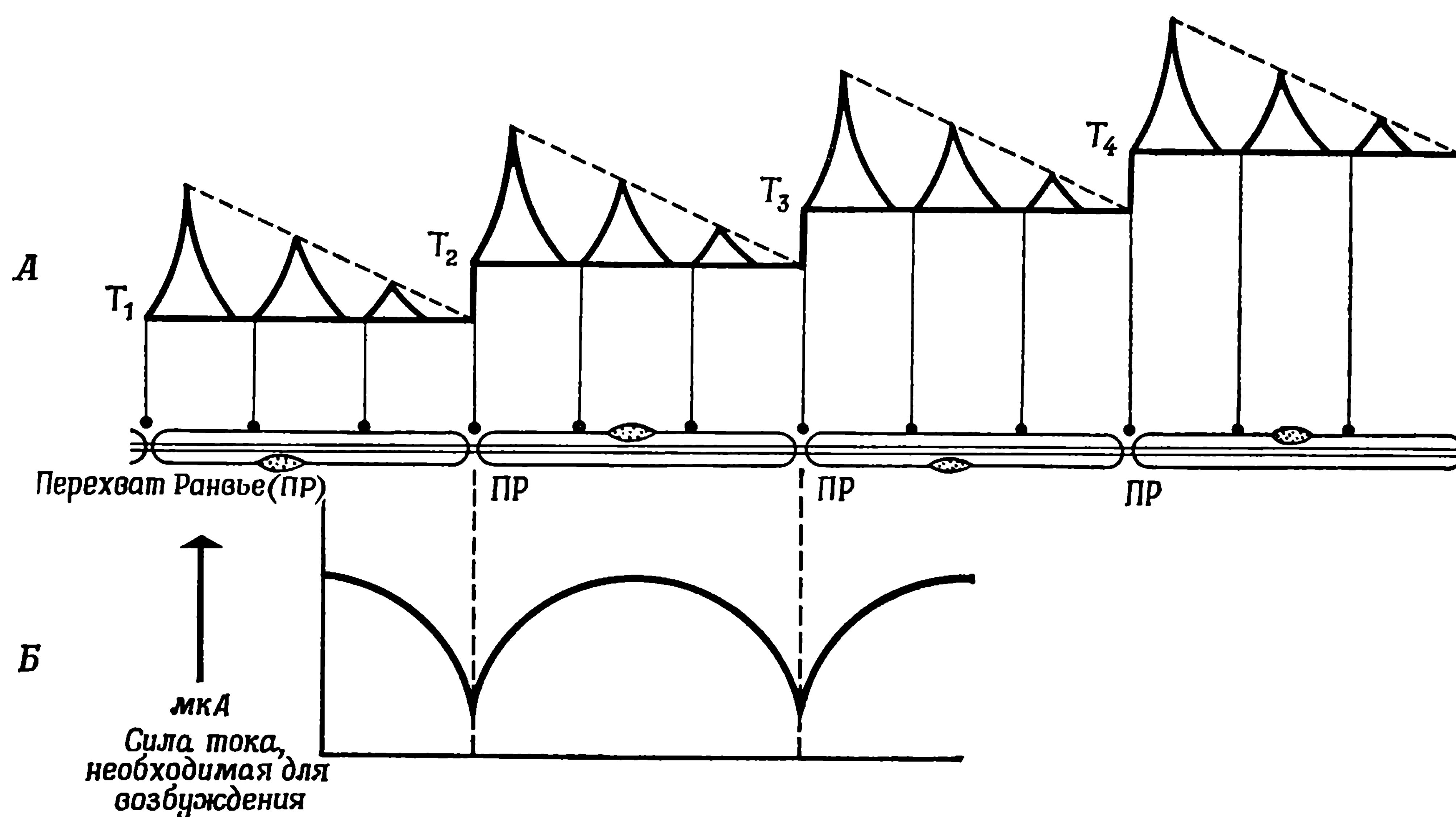
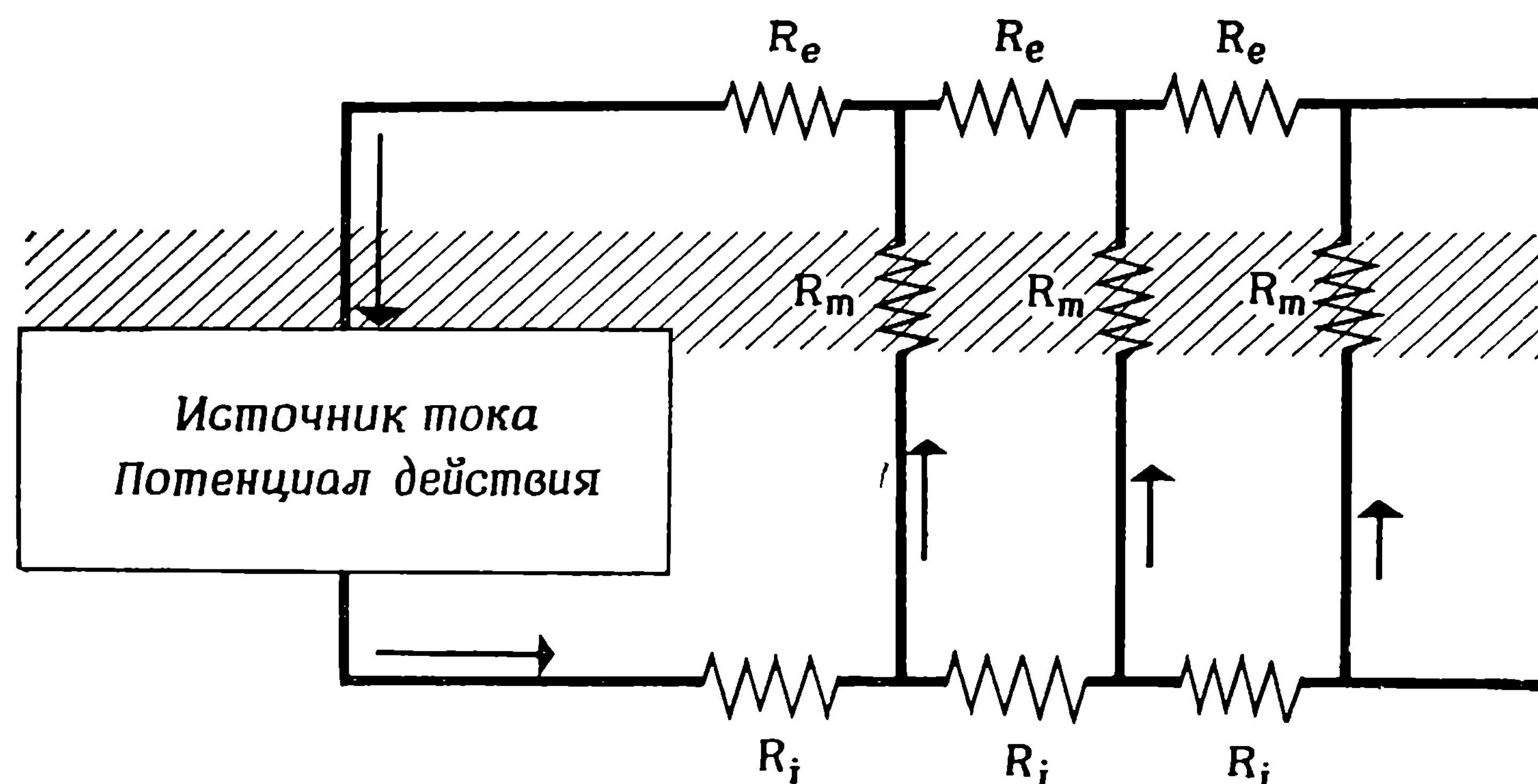


Рис. 390. «Скачкообразное» проведение импульса миелинизированным аксоном.

А. Регистрация потенциалов действия в перехватах Ранвье и в промежутках между ними показывает, что между перехватами действует электротонический механизм проведения, так как импульс возникает одновременно на всем протяжении участка между соседними перехватами, но величина его постепенно уменьшается. В перехвате Ранвье импульс появляется с некоторой задержкой, но восстанавливает свою первоначальную величину; это указывает на то, что здесь происходит активное генерирование импульса. Б. Сила тока, необходимая для возбуждения аксона, в перехвате Ранвье минимальна; это также говорит в пользу того, что область перехвата возбуждается под действием электротонического тока от предыдущего активного участка.

имеются *гигантские нервные волокна*. Мы уже упоминали о гигантских аксонах кальмара. Эти волокна очень быстро проводят импульсы; обычно по ним передаются сигналы, сообщающие об опасности, когда решающее значение имеет не детальность информации, а скорость ее передачи.

У позвоночных высокие скорости проведения импульсов достигаются иным путем (рис. 390). Важную роль у них играет миелиновая оболочка; она служит хорошим изолятором, так что прохождение тока между жидкостью, окружающей эту оболочку, и внутренней средой

аксона невозможно. Однако в перехватах Ранвье, где слой миелина прерывается, никакой изоляции нет; только в этих местах и могут проходить ионные токи. В результате нервные импульсы «перескакивают» от одного перехвата к следующему (*скачкообразное проведение*). Миелинизированное нервное волокно толщиной всего лишь в несколько микрон способно проводить импульсы со скоростями до 100 м в секунду, тогда как даже у самых толстых волокон (1 мм в диаметре), не покрытых миелином, скорость проведения составляет лишь 20—50 м в секунду.

268. СИНАПТИЧЕСКАЯ ПЕРЕДАЧА

Поскольку нервная система состоит из отдельных нейронов, разделенных межклеточными промежутками, должен существовать какой-то механизм, позволяющий нервному сигналу «перескакивать» с аксона одного нейрона на дендриты или тело другого или — в случае нервно-мышечного соединения — на мышцу. В некоторых специализированных синапсах имеет место электрическая передача импульса. Когда к окончанию аксона *пресинаптического* нейрона приходит потенциал действия, он возбуждает во внеклеточной жидкости синаптической щели электрические токи, под влиянием которых в *постсинаптическом* нейроне также возникает потенциал действия. Механизм передачи и возникновения потенциала действия в этом случае в основном тот же, что и в нервном волокне. Такого рода *электрические синапсы* встречаются в определенных частях нервной системы некоторых ракообразных и рыб. Как показали эксперименты, передача возбуждения в «гигантских» синапсах, находящихся в ганглиях брюшной нервной цепочки речного рака, имеет электрическую основу. В этих синапсах особого рода контакт между клеточными мембранами действует как *выпрямитель*, легко пропускающий ток только в одном направлении — от аксона *вставочного* нейрона к дендриту двигательного нейрона. Таким образом, импульсы передаются здесь в одном направлении, обычном для всех синапсов.

В большинстве случаев, однако, в синаптической передаче участвует *химический медиатор*. В классическом эксперименте Лёви с двумя сердцами было удивительно наглядно продемонстрировано, что нервы при раздражении могут выделять какое-то способное к диффузии вещество, возбуждающее мышцу. Когда два изолированных сердца соединяли таким образом, что кровь, выходящая из одного сердца, поступала в другое (рис. 391), при раздражении блуждающего нерва первого из них останавливались оба сердца. Позже было установлено, что диффундирующее вещество представляет собой ацетилхолин; это мощный стимулятор, который вызывает местную деполяризацию мембраны мышечного волокна, в результате чего в мембране возникает распространяющийся импульс, вызывающий сокращение волокна. Передача импульсов с нерва на мышцу в синапсах этого типа специфически блокируется ядом *кураре*, который, по-видимому, присоединяется к рецепторам ацетилхолина и препятствует их нормальному взаимодействию с медиатором.

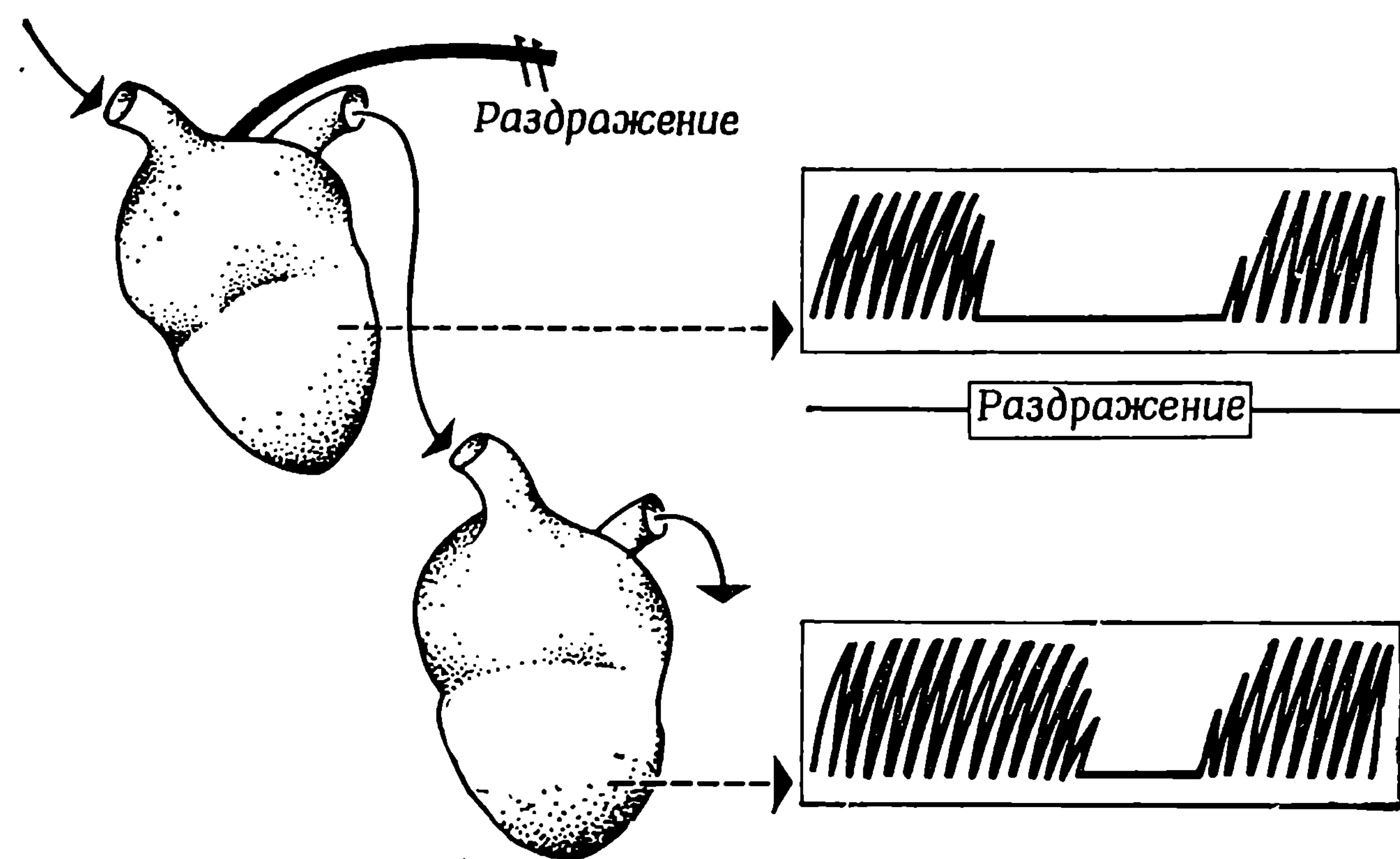


Рис. 391. Опыт, демонстрирующий химическую передачу сигнала с нерва на мышцу.

При раздражении блуждающего нерва, идущего к сердцу, оно перестает сокращаться; при этом останавливается и второе сердце, соединенное с первым только трубкой, по которой из одного сердца в другое переходит перфузионная жидкость.

В аналогичных экспериментах было показано, что симпатические *постганглионарные волокна*, ускоряющие ритм сердца, выделяют так называемый *симпатин* — вещество, тождественное или сходное с гормоном адреналином. Может возникнуть вопрос: если кончик аксона выделяет такое вещество, как ацетилхолин, то почему оно не стимулирует следующий дендрит или мышцу в течение длительного времени? Гистохимическое исследование обнаружило в области синапса высокую местную концентрацию весьма активного фермента — *ацетилхолинэстеразы*, который гидролизует ацетилхолин, т. е. инактивирует его. Имеется также фермент, окисляющий симпатин.

Химическая передача в синапсе связана с двумя процессами: 1) освобождением под действием нервного импульса специфического вещества из места его хранения в кончике аксона в узкое пространство между соседними нейронами и 2) процессом, в результате которого специфическое вещество — медиатор — присоединяется к специфическим рецепторам в дендрите и вызывает изменение свойств его клеточной мембраны, что приводит к возникновению нового импульса. Первый процесс — особый случай *нейросекреции*, второй — особый случай *хеморецепции*, сходный с процессом, происходящим в органах химического чувства, например в органах вкуса и обоняния. Передачу химического медиатора от аксона к дендриту можно объяснить простой диффузией. На таком малом расстоянии диффузия должна протекать достаточно быстро, чтобы обеспечить скорость передачи, наблюдаемую в синапсе. Было показано, что двигательные нервы освобождают ацетилхолин отдельными «порциями»,

содержащими большое число молекул. Для функционирования механизма выделения ацетилхолина необходимы ионы *кальция*, а ионы *магния* тормозят его. Это позволяет предполагать, что медиатор хранится в нервных окончаниях в мельчайших внутриклеточных структурах, которые освобождают все свое содержимое на поверхность клетки. На электронных микрофотографиях кончиков нейрона (рис. 297) в синапсе видны скопления синаптических пузырьков, в которых, возможно, и хранится ацетилхолин. Можно представить себе, что при каждом нервном импульсе содержимое одного из этих пузырьков освобождается в синаптическое пространство.

Еще не известно, как именно происходит передача импульсов через синапсы в головном и спинном мозгу: с помощью ли ацетилхолина, симпатина, какого-либо иного вещества или электрического механизма.

Синапс оказывает известное сопротивление потоку импульсов в нервной системе, и не каждый импульс, достигший синапса, передается на следующий нейрон. Разные синапсы оказывают различное сопротивление, поэтому они играют важную роль в определении пути импульса по нервной системе и в реакции организма на тот или иной раздражитель.

В функциональном отношении вся нервная система представляет собой единое целое, и импульс, возникший в любом рецепторе, может быть передан на любой эффектор организма. Представим себе, что человек обжег палец. Мышцы руки сокращаются, чтобы отдернуть палец от горячего предмета, в головном мозгу возникает ощущение боли, человек может вскрикнуть, возможна приостановка сокращений сердца, пищеварения и дыхания — в сущности каждая мышца и железа может оказаться временно вовлеченной в реакцию. Наши органы чувств получают непрерывный поток стимулов, но избирательное сопротивление в синапсах препятствует постоянному неконтролируемому сокращению мышц и выделению секретов железами. Лекарственное вещество *стрихнин* снижает синаптическое сопротивление; при отравлении стрихнином самый слабый раздражитель вызывает у человека секреторную активность всех желез и судорожное сокращение всех мышц тела.

Величина синаптического сопротивления может изменяться под влиянием нервных импульсов, так что один импульс может свести на нет действие другого. Это называется *торможением*. Обратное явление, когда один импульс усиливает действие другого, называется *облегчением*. Эти два процесса играют важнейшую

роль в интеграции активности различных органов и частей тела. Мы уже говорили, что благодаря непрерывному потоку нервных импульсов все мышцы тела все время сохраняют некоторое напряжение, называемое *тонусом*. Но когда одной мышце, например трехглавой мышце плеча, предстоит сократиться, ее антагонист, в данном случае бицепс, должен быть расслаблен. Это достигается одновременным торможением нервных импульсов, идущих к бицепсу, и усилением импульсов, идущих к трехглавой мышце. Торможение и усиление могут происходить только в синапсе, поскольку после того, как импульс начал свой путь по нервному волокну, распространение его не может быть ни остановлено, ни ускорено. Сможет ли данный импульс пройти через синапс, зависит от того, будет ли он заторможен или усилен другими импульсами.

269. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА. СПИННОЙ МОЗГ

Нервная система человека состоит примерно из 10 млрд. нейронов; они делятся на две основные категории: нейроны, принадлежащие к *центральной нервной системе*, которые образуют головной и спинной мозг, и нейроны *периферической нервной системы*, образующие черепномозговые и спинномозговые нервы.

Спинной мозг представляет собой трубку, окруженную невральными дугами позвонков, которые защищают его. Спинной мозг выполняет две важные функции: передает импульсы, идущие в головной мозг и из него, и служит рефлекторным центром. На поперечном разрезе можно видеть, что он состоит из двух типов ткани: внутренней массы *серого вещества*, имеющей в разрезе форму бабочки и состоящей из тел нервных клеток, и лежащего снаружи *белого вещества*, образованного пучками аксонов и дендритов (рис. 392). Белый цвет этих пучков обусловлен миелиновыми оболочками нервных волокон; концы аксонов и дендритов, находящиеся в центральном сером веществе, не имеют миелиновых оболочек. «Крылья» серого вещества разделены на два задних и два передних рога. В передних рогах лежат тела нейронов, аксоны которых направляются в составе спинномозговых нервов к мышцам; все остальные нервные клетки спинного мозга представляют собой вставочные нейроны.

Аксоны и дендриты белого вещества разделены на пучки со сходными функциями: *восходящие пути*, которые проводят импульсы к головному мозгу, и *нисходящие пути*, которые проводят импульсы от головного мозга к эффек-

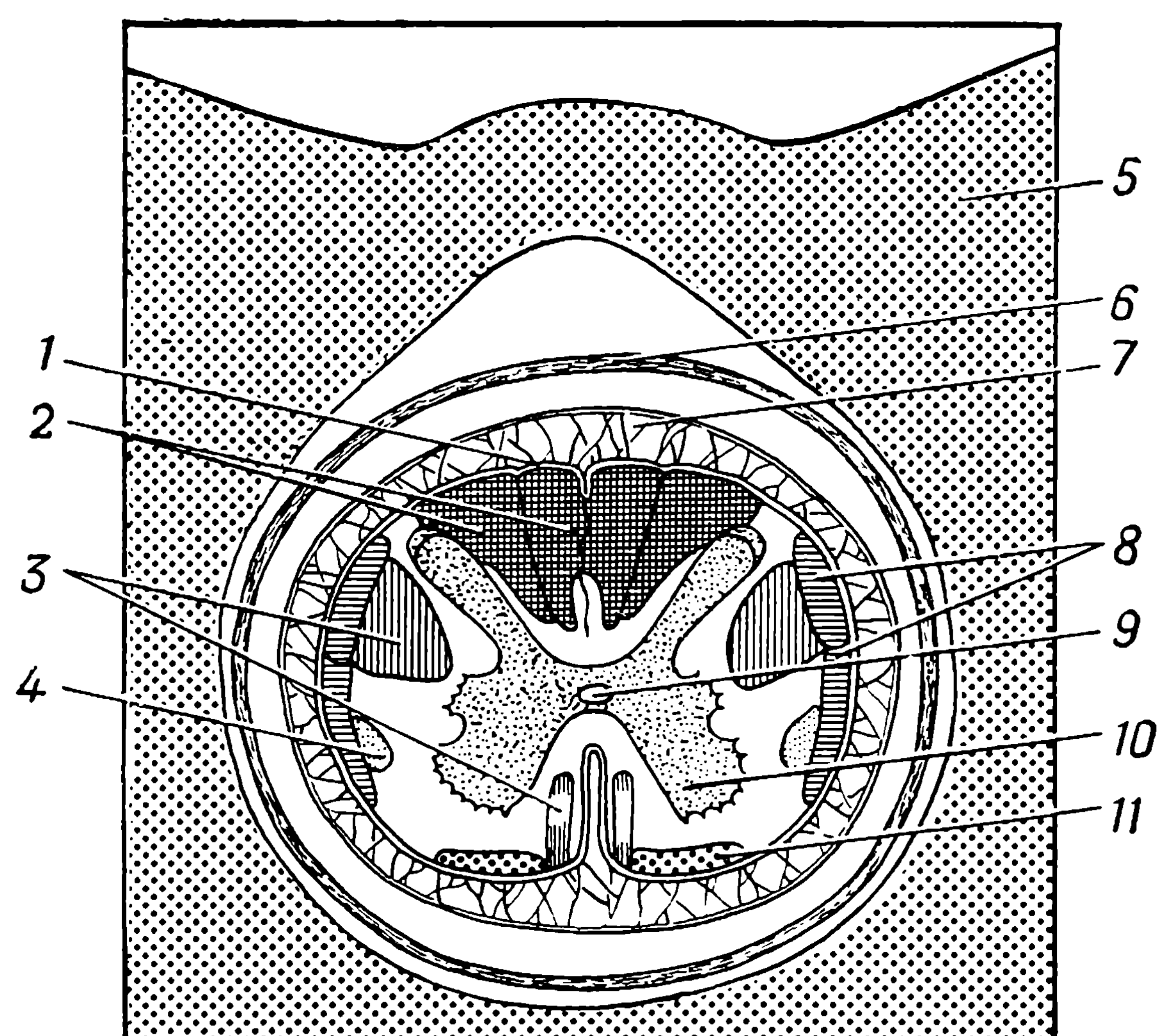


Рис. 392. Поперечный разрез спинного мозга.

1 — мягкая мозговая оболочка; 2 — проводящие пути для импульсов мышечного чувства; 3 — проводящие пути для двигательных импульсов, идущих к мышцам; 4 — проводящие пути для импульсов от рецепторов боли, тепла и холода; 5 — костное кольцо, образованное невральными дугами позвонков; 6 — твердая мозговая оболочка; 7 — паутинная оболочка; 8 — проводящие пути к мозжечку для координации мышечной активности; 9 — центральный канал; 10 — серое вещество; 11 — проводящие пути для импульсов от рецепторов прикосновения и давления.

торам. Тщательно регистрируя симптомы, наблюдаемые у людей при повреждениях спинного мозга, и сопоставляя их с данными о разрушении тех или иных путей, которые обнаруживают при исследованиях мозга после смерти больного, неврологи составили карту расположения и функций различных путей (рис. 392). Например, в составе задних стволов белого вещества проходят пути, несущие импульсы от рецепторов мышц, сухожилий и суставов; благодаря этим импульсам человек ощущает положение частей своего тела. При позднем сифилисе происходит разрушение этих путей, так что больной не может сказать, где находятся его руки и ноги, если он не видит их, и при ходьбе должен все время смотреть на ноги.

При изучении расположения и функции проводящих путей обнаружился один любопытный факт, еще не получивший удовлетворительного объяснения. Все волокна спинного мозга *не перекрещиваются*, т. е. переходят с одной стороны тела на другую где-либо на пути от рецептора к головному мозгу или от головного мозга к мышце. Так, правая половина головного мозга контролирует левую половину тела и получает сообщения от рецепторов левой стороны. Некоторые волокна перекрещиваются в самом спинном мозгу, другие — в головном мозгу.

В центре серого вещества имеется узкий канал, проходящий вдоль всего спинного мозга и наполненный *цереброспинальной жидкостью*, которая сходна с плазмой крови. Спинной и головной мозг покрывают три соединительнотканые *мозговые оболочки*. Одна из них — *твердая мозговая оболочка* — прикреплена к костным невральным дугам позвонков, другая — *мягкая мозговая оболочка* — лежит на самой поверхности спинного мозга, а третья — *паутинная оболочка* — находится между ними. Пространства между оболочками тоже наполнены цереброспинальной жидкостью, так что спинной мозг (так же как и головной) плавает в этой жидкости и защищен от ударов о твердую поверхность позвонков (или черепа) при каждом движении.

270. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА. ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг представляет собой расширенный передний конец спинного мозга. У человека это расширение настолько велико, что сходство со спинным мозгом в значительной степени замаскировано, но у низших животных структурное родство головного мозга со спинным ясно заметно. Детальная анатомия головного мозга чрезвычайно сложна, и мы рассмотрим только шесть главных его отделов: *продолговатый мозг, варолиев мост, мозжечок, средний мозг, таламус и большие полушария* (рис. 393).

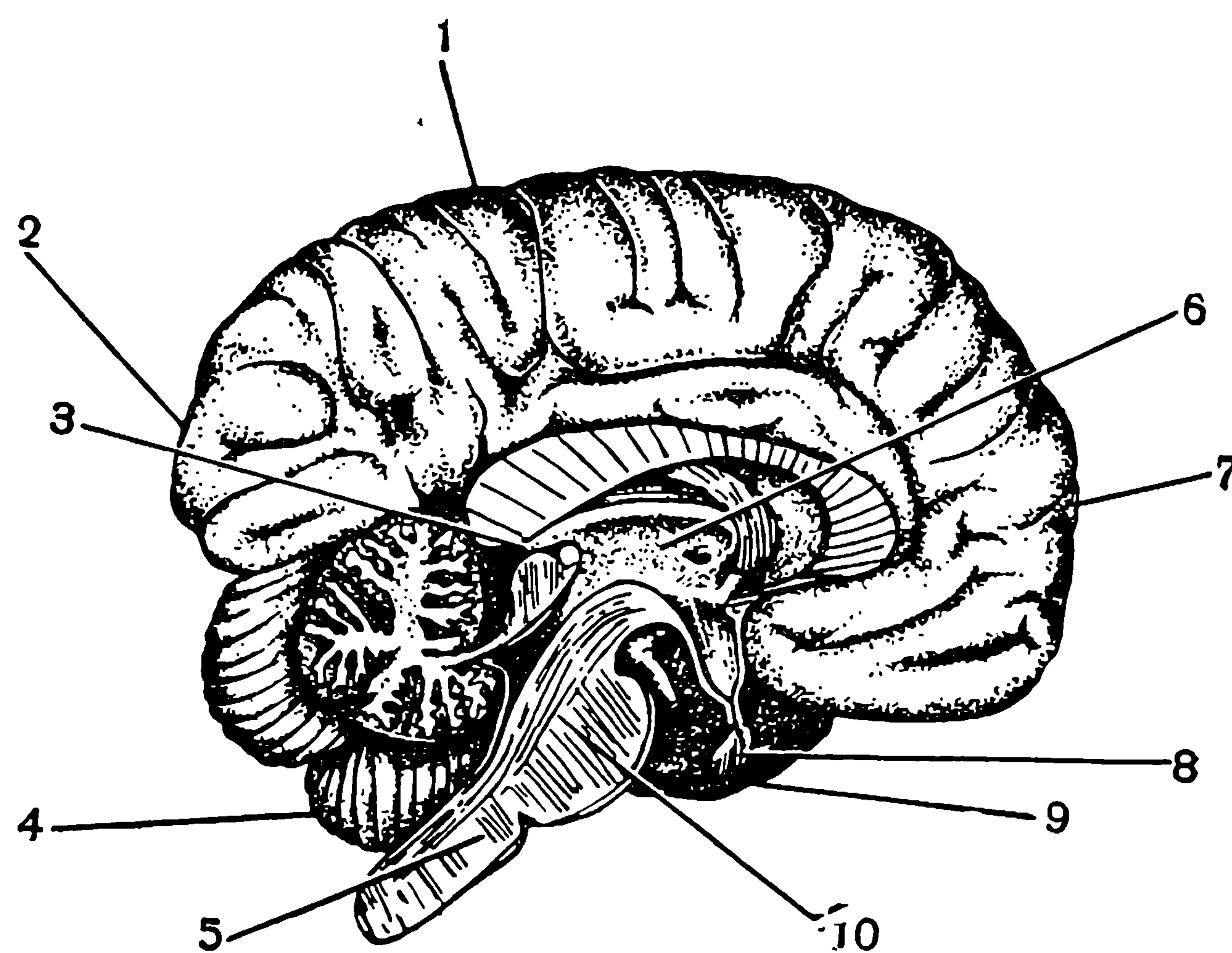


Рис. 393. Срединный сагиттальный разрез головного мозга человека.

1 — теменная доля; 2 — затылочная доля; 3 — эпифиз; 4 — мозжечок; 5 — продолговатый мозг; 6 — таламус; 7 — лобная доля; 8 — гипофиз; 9 — височная доля; 10 — средний мозг.

Продолговатый мозг — это самый задний отдел головного мозга, лежащий непосредственно впереди от спинного мозга. Здесь центральный канал спинного мозга расширяется и образует большую полость, называемую *четвертым мозговым желудочком* (три других желудочка находятся выше, в передних отделах головного мозга). Крыша четвертого желудочка тонкая и содержит сплетение кровеносных сосудов, выделяющих часть цереброспинальной жидкости; остальную часть этой жидкости выделяют аналогичные сплетения, находящиеся в других желудочках. В крыше четвертого желудочка имеется три крошечных отверстия, через которые цереброспинальная жидкость выходит в пространства между мозговыми оболочками. Стенки продолговатого мозга толстые и состоят главным образом из нервных путей, идущих к высшим отделам головного мозга. В продолговатом мозгу находятся также скопления тел нервных клеток — *нервные центры*; это рефлекторные центры, регулирующие ряд важнейших физиологических процессов: дыхание, частоту сокращений сердца, расширение и сужение кровеносных сосудов, а также глотание и рвоту.

Над продолговатым мозгом расположен *мозжечок*, состоящий из средней части и двух боковых полушарий, по форме напоминающих сосновые шишки. Серый поверхностный слой мозжечка образован телами нервных клеток, глубже лежит масса белой ткани, образованной волокнами, связывающими мозжечок с продолговатым мозгом и с высшими отделами мозга. Величина мозжечка у разных животных различна и приблизительно соответствует их двигательной активности. Мозжечок координирует движения и регулирует сокращение мышц; поэтому у таких чрезвычайно активных животных, как птицы, он относительно велик. Удаление или повреждение мозжечка не приводит к параличу, но нарушает мышечную координацию. Птица после хирургического удаления мозжечка теряет способность летать и лишь беспорядочно хлопает крыльями. Если у человека в результате травмы или заболевания повреждается мозжечок, то все его движения становятся неkoordinированными, а действие, требующее тонкого согласования движений, например вдевание нитки в иголку, оказывается невозможным.

На вентральной стороне головного мозга под самым мозжечком лежит толстый поперечный пучок волокон, так называемый *варолиев мост*, который проводит импульсы из одного полушария мозжечка в другое, координируя движения мышц на обеих сторонах тела.

Впереди от мозжечка и варолиева моста лежит *средний мозг*; у него толстые стенки и узкий центральный канал, соединяющий четвертый желудочек (в продолговатом мозгу) с третьим желудочком (в таламусе). В толстых стенках среднего мозга расположены некоторые рефлекторные центры и главные проводящие пути, ведущие к таламусу и большим полушариям. На верхней стороне среднего мозга имеется четыре невысоких округлых выступа, называемых *четверохолмием*, в которых находятся центры некоторых зрительных и слуховых рефлексов. Рефлекторное сужение зрачка при попадании в глаз яркого света регулируется центром, лежащим в передних бугорках; в задних же бугорках лежит центр, регулирующий настораживание ушей у собаки в ответ на звук. Средний мозг содержит также группу нервных клеток, регулирующих мышечный тонус и позу.

Впереди от среднего мозга центральный канал снова расширяется и образует *третий мозговой желудочек*, крыша которого содержит еще одно сплетение кровеносных сосудов, выделяющих цереброспинальную жидкость. Толстые стенки третьего желудочка образуют *таламус*. Это центр переключения сенсорных импульсов; волокна из спинного мозга и низших отделов головного мозга образуют здесь синапсы с другими нейронами, идущими к различным сенсорным зонам больших полушарий. Таламус, по-видимому, регулирует и координирует также внешние проявления эмоций; так, раздражая таламус у кошки, можно вызвать у нее внешние признаки ярости: шерсть становится дыбом, кошка выпускает когти, выгибает спину горбом и обнаруживает другие признаки враждебности. Но стоит только прекратить раздражение, и проявления ярости исчезают.

На дне третьего желудочка (в *гипоталамусе*) находятся центры, регулирующие температуру тела, аппетит, водный баланс, углеводный и жировой обмен, кровяное давление и сон. Интересно, что передняя часть гипоталамуса вступает в действие при повышении температуры, а задняя — при понижении. Гипоталамус контролирует некоторые функции передней доли гипофиза, например секрецию гонадотропных гормонов, и вырабатывает гормоны, которые выделяет в кровь задняя доля гипофиза.

Рассмотренные до сих пор отделы головного мозга управляют врожденными, автоматическими формами поведения, которые определяются существенными чертами строения этих отделов; это строение в основном одинаково у всех позвоночных — от рыб до человека. *Большие полушария мозга* — самый передний и наиболее

крупный отдел головного мозга — обладают совершенно иной функцией: они регулируют приобретенные формы поведения. В основе сложных психологических явлений сознания, умственной деятельности, памяти, понимания и истолкования ощущений лежит активность нейронов большого мозга. Значение больших полушарий у различных животных можно выяснить, изучая результаты их удаления хирургическим путем. Лягушка после такой операции ведет себя почти так же, как нормальная лягушка, а голубь после удаления коры больших полушарий способен к полету и, сидя на жердочке, сохраняет равновесие, но склонен часами оставаться неподвижным. Под действием раздражения он начинает двигаться, хотя и бесцельно, как бы наудачу, и неспособен есть предлагаемую пищу. Собака после удаления коры больших полушарий способна ходить и проглатывать пищу, вложенную ей в рот, но у нее отсутствуют какие-либо проявления страха или возбуждения. У человека иногда рождаются младенцы с неразвившейся корой больших полушарий, и, хотя они способны осуществлять вегетативные функции дыхания и глотания, они не могут ничему научиться и не совершают никаких произвольных движений. Такие дети обычно умирают вскоре после рождения.

В больших полушариях сосредоточено несколько больше половины тех 10 млрд. нейронов, из которых состоит нервная система человека. Большие полушария развиваются как выросты переднего конца головного мозга; у человека и других млекопитающих они растут назад, наползая на остальные части мозга и прикрывая их. В каждом полушарии имеется полость, соединенная каналом с третьим желудочком (в таламусе). Это *первый* и *второй* мозговые *желудочки*; в них, как и в остальных желудочках, находятся сплетения кровеносных сосудов, выделяющих цереброспинальную жидкость. Большие полушария состоят из серого и белого вещества; белое вещество, образованное нервными волокнами, расположено внутри, тогда как серое вещество, состоящее из тел нервных клеток, находится на поверхности, образуя *кору* больших полушарий. Глубоко в веществе больших полушарий лежат *нервные центры*; они состоят из серого вещества и служат промежуточными станциями на пути в кору и из нее. У низших позвоночных, у которых серого вещества мало, поверхность больших полушарий гладкая, у человека же и у других млекопитающих она покрыта извилинами. Таким образом, получаются валики, разделенные бороздками, что увеличивает пло-

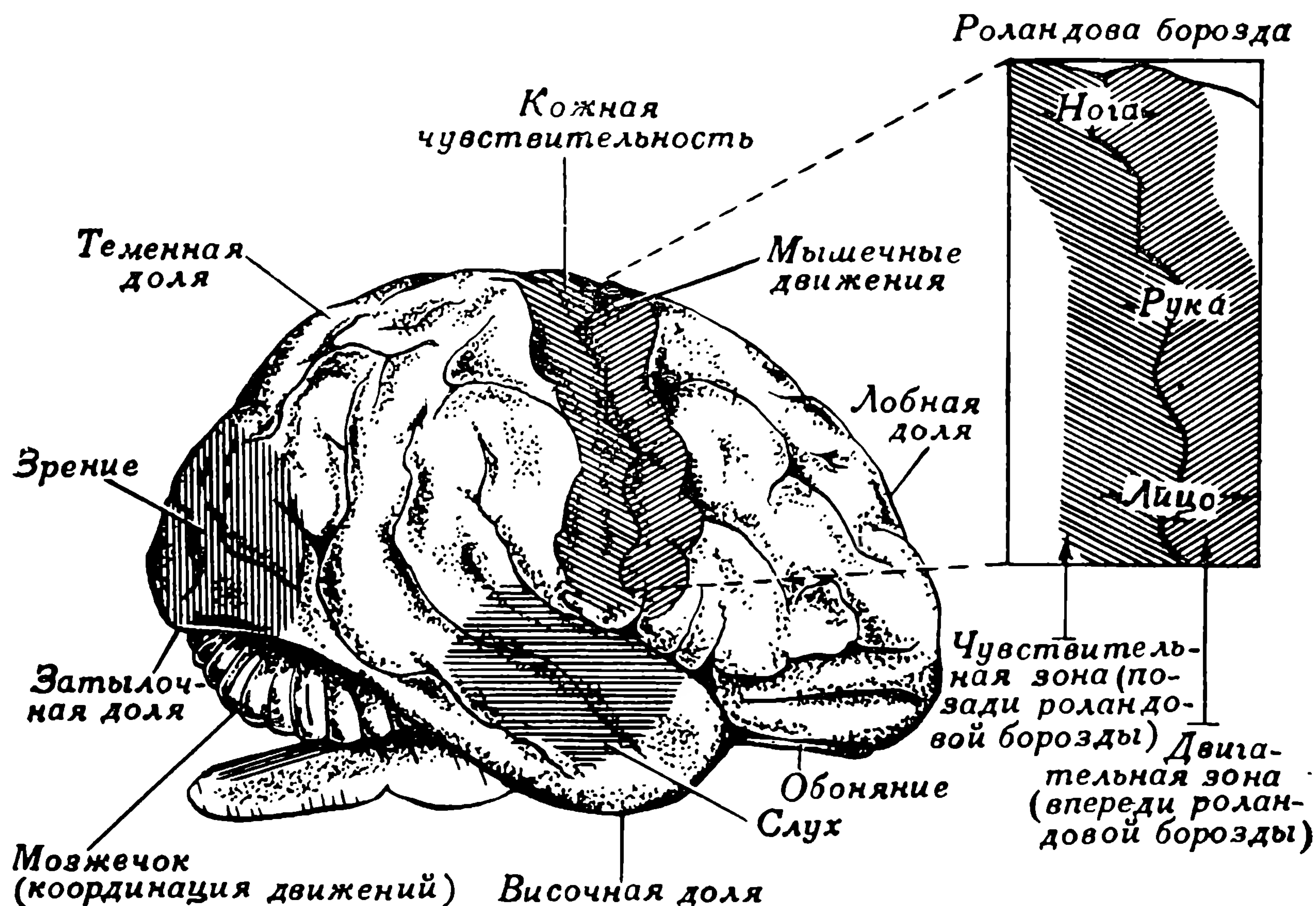
щадь поверхности серого вещества коры. Рисунок этих извилин одинаков у всех людей, независимо от их умственных способностей. «География» коры больших полушарий подвергалась тщательному изучению (рис. 394). Представление о том, что определенные участки головного мозга имеют особые функции, возникло давно; еще «наука» френология основывалась на предположении, что функции в мозгу локализованы определенным образом и что если человек особо одарен в какой-либо области, то определенный участок мозга у него увеличен и выступает на голове в виде шишки. Думали, что анализ подобных «шишек» может показать, для какой деятельности больше всего пригоден данный человек.

Экспериментальные данные позволили установить, что функции в коре в значительной степени локализованы. Путем хирургического удаления у подопытных животных отдельных участков коры оказалось возможным точно установить локализацию многих функций. Наблюдая параличи или потерю чувствительности у людей с повреждениями или опухолями головного мозга, а затем (после смерти больного) устанавливая локализацию поражения в мозгу, удалось также составить «карту» и человеческого мозга. Во время операций на головном мозге хирурги раздражали небольшие участки электрическим током и наблюдали, какие мышцы при этом сокращаются; поскольку мозговые операции можно производить под местной анестезией, больной объяснял, какие ощущения он испытывает при раздражении того или иного участка. Интересно, что в самом мозгу нет нервных окончаний, воспринимающих боль; поэтому раздражение коры безболезненно. Активность головного мозга можно изучать, измеряя и регистрируя электрические потенциалы, или волны, возникающие в различных участках мозга во время их активности.

Сопоставляя данные, полученные различными способами, исследователи смогли установить локализацию многих функций в головном мозгу (рис. 394). В затылочной области находится центр зрения: при его удалении наступает слепота, а при раздражении (например, просто при ударе по затылку) возникает ощущение света. Удаление зрительной зоны на одной стороне мозга вызывает особую форму слепоты на оба глаза (выпадение половины поля зрения с каждой стороны), так как нервные волокна, идущие от каждого глаза, расщепляются и половина волокон идет в одну половину мозга, а другая половина — в другую. Центр слуха расположен в височной доле мозга, над ухом. Раздражение его при ударе вызывает ощущение

Рис. 394. Левое полушарие большого мозга человека (вид сбоку).

Области, несущие специальные функции, заштрихованы, «ассоциативные зоны» оставлены белыми. Справа — увеличенное изображение чувствительной и двигательной зон, примыкающих к роландовой борозде; показано расположение нервных клеток, от которых идут нервные пути к различным частям тела.



звука; хотя удаление обеих слуховых зон приводит к глухоте, удаление одной из них вызывает не глухоту на одно ухо, а снижение остроты слуха на оба уха.

По наружной стороне полушария сверху вниз проходит легко распознаваемая глубокая *роландова борозда*, которая отделяет двигательную зону, контролирующую скелетные мышцы, от лежащей позади нее области, ответственной за ощущения тепла, холода, прикосновения и давления, возникающие при раздражении рецепторов кожи. В пределах обеих зон имеет место дальнейшая специализация участков, лежащих вдоль борозды: нейроны верхнего участка контролируют мышцы ступни, клетки последующих участков — мышцы голени, бедра, живота и т. д., а нейроны нижнего участка управляют мышцами лица. Величина корковой двигательной зоны для той или иной части тела пропорциональна не объему мышечной ткани, а тонкости и сложности движений; особенно обширны, например, зоны, управляющие кистью руки и лицом. Аналогичное соотношение существует между частями сенсорной зоны и участками кожи, с которых они получают импульсы. Таким образом, в связях между телом и головным мозгом мы наблюдаем не только перекрещивание волокон, в результате чего правая половина мозга контролирует левую половину тела и наоборот, но и еще одну инверсию, в результате которой самый верхний участок коры управляет самыми нижними частями тела.

Зоны, функция которых известна, занимают у крыс почти всю кору мозга, у собаки значительную ее часть, у обезьяны несколько меньшую часть, а у человека лишь небольшую долю всей поверхности коры. Остальная поверхность, занятая так называемыми *ассоциативными зонами*, состоит из нейронов, которые не связаны непосредственно с органами чувств или мышцами, а осуществляют взаимосвязь между другими областями. Эти зоны лежат в основе высших психических функций (память, способность к логическому мышлению и научению, воображение). Ассоциативные зоны каким-то образом интегрируют все разнообразные импульсы, непрерывно приходящие в мозг, и создают из них связное целое, обеспечивая возможность целесообразной реакции. Когда вследствие заболевания или травмы функция одной или нескольких ассоциативных зон выпадает, наступает так называемая *афазия* — состояние, при котором утрачивается способность узнавать определенного рода символы. При афазии одного типа больной не понимает написанных слов, хотя продолжает понимать устную речь; при афазии другого типа человек забывает названия предметов, хотя знание и понимание функции этих предметов сохраняются.

271. ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ МОЗГА

Обмен веществ всегда сопровождается электрическими явлениями; электрическую активность мозга можно регистрировать при помощи

прибора, называемого *электроэнцефалографом*. Для этого прикрепляют электроды к различным участкам кожи головы при помощи лейкопластыря и исследуют активность лежащих под ними частей мозговой коры. Электроэнцефалография показала, что головной мозг постоянно находится в состоянии активности, даже тогда, когда мы ни о чем не думаем, и что наиболее регулярные проявления активности — так называемые *альфа-волны* — исходят из зрительных зон затылочной доли, когда человек находится в покое и глаза его закрыты. Эти волны возникают ритмически с частотой 9—10 в секунду и с амплитудой около 45 мВ (рис. 395). При открытых глазах альфа-волны исчезают и вместо них появляются более быстрые, нерегулярные волны. Последние вызываются видимыми объектами; это можно показать, воздействуя на глаза каким-нибудь периодическим раздражителем, например светом, мигающим через правильные промежутки времени: тогда на электроэнцефалограмме появляются волны с таким же ритмом.

Сон — единственное нормальное состояние, при котором электрическая активность мозга резко изменена. По мере углубления сна волны становятся медленнее и выше (т. е. потенциал их возрастает). При сновидениях регистрируются нерегулярные волны.

При некоторых заболеваниях головного мозга характер волн меняется. Например, у эпилептиков наблюдается своеобразный и легко распознаваемый тип электроэнцефалограммы; подобные же изменения обнаруживаются у людей, у которых ни разу не было эпилептического припадка, но при известных условиях он мог бы произойти. Можно определить расположение мозговых опухолей, установив, из какой части мозга исходят патологические волны.

272. СОН

Нервные механизмы, с которыми связан сон, неизвестны, и до сих пор не удалось установить, почему сон необходим организму. Сон характеризуется уменьшением электрической активности коры головного мозга (рис. 395), и с этим, возможно, связано его благотворное действие на нервную систему. Спят только высшие позвоночные с хорошо развитой корой головного мозга, причем животные, у которых большие полушария развиты сильнее, по-видимому, больше нуждаются в сне.

Причиной сна люди обычно считают утомление, но никаких экспериментальных данных, подтверждающих это мнение, нет. Один из важных факторов, вызывающих сон, — это отсутствие раздражителей; даже без особенной

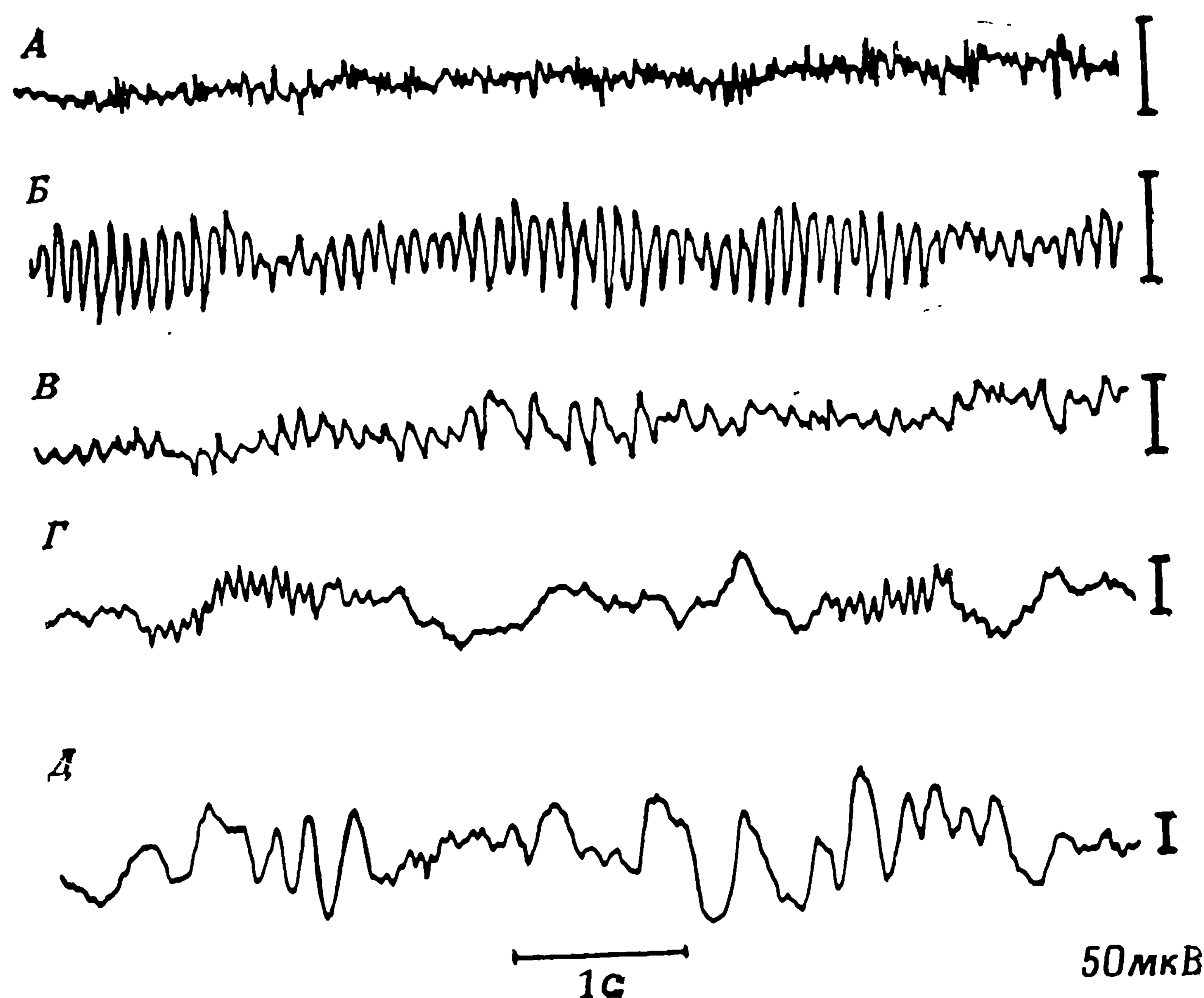


Рис. 395. Электроэнцефалограммы человека, зарегистрированные при возбуждении, в спокойном состоянии и на различных этапах сна.

На записи, сделанной во время возбуждения, видны быстрые волны малой амплитуды; во время сна волны более медленные и амплитуда их больше. Регулярные волны, характерные для спокойного состояния, называются α -волнами. А. Возбуждение. Б. Спокойное состояние. В. Сонливость. Г. Сон. Д. Глубокий сон.

усталости легко заснуть, если нет ничего интересного, что могло бы занять ум. Но хотя в присутствии раздражителей, привлекающих внимание, мы не склонны засыпать, есть предел, за которым наступление сна неизбежно.

Для всех высших животных характерен определенный ритм чередования сна и бодрствования; этот ритм регулируется гипоталамусом. В передней части гипоталамуса находится центр сна, а в задней — центр бодрствования. Полагают, что переход от бодрствования ко сну и от сна к бодрствованию регулируется механизмом с «обратной связью», в котором участвуют эти два центра. Суточный ритм человека, состоящий из 16 ч активности и 8 ч сна, несомненно, является приобретенной привычкой; врожденный, естественный ритм состоит в чередовании сна и бодрствования через каждые 3 или 4 ч (как у грудных детей).

273. ПСИХИЧЕСКИЕ БОЛЕЗНИ И НЕВРОЗЫ

Некоторые типы мозговых расстройств определенно связаны с повреждением ткани мозга в результате болезни или травмы. Если отверстие в крыше четвертого желудочка окажется закупоренным, цереброспинальная жидкость не сможет выходить из желудочков и под ее давлением начнется постепенное разрушение ткани. Или может лопнуть кровеносный сосуд в мозговых оболочках, и вследствие давления скопившейся крови будет разрушаться прилежащий участок мозга. Повреждение ткани может произойти также в результате опухоли или инфекционных заболеваний, например сифилиса. Симптомы (паралич, утрата чувствительности или других функций) зависят от того, какая часть мозга поражена.

Причины нарушений другого типа, так называемых функциональных расстройств — неврозов и психозов, менее понятны, так как при этих заболеваниях патоморфологам до сих пор не удавалось обнаружить никаких структурных или химических изменений в головном мозгу. Обычно наблюдаются не столько изменения интеллекта, сколько эмоциональные нарушения.

Неврозы — сравнительно легкие и часто встречающиеся расстройства с чрезвычайно разнообразными симптомами: беспокойством, страхом, застенчивостью, чрезмерной обидчивостью и т. п. Эмоциональные расстройства могут даже приводить к органическим нарушениям, например к нарушениям ритма сердца и к расстройствам пищеварения. Причины такого рода психических расстройств точно не

установлены; есть основания думать, что они сложны в каждом отдельном случае и различны у разных людей. Существует теория, что неврозы обусловлены внутренними конфликтами, и в некоторых случаях такое объяснение кажется правдоподобным. Обычно, однако, неврозы бывают вызваны несколькими факторами, действующими совместно (наследственность, окружающая обстановка, пережитые в прошлом события, общее состояние здоровья). Во всяком случае, больной часто не имеет никакого представления о причинах своего неблагополучия. Единого метода лечения разнообразных неврозов не существует; многие из них поддаются психиатрическому лечению; другие постепенно исчезают сами по себе, без лечения; третьи все более ухудшаются, а некоторые переходят в более серьезные заболевания — психозы.

Психозы — это тяжелые психические заболевания, обычно требующие госпитализации больного, поскольку он может быть опасным для самого себя и для окружающих. Существует три основных типа психозов, каждый из которых представляет собой преувеличенное выражение той или иной нормальной тенденции. *Маниакально-депрессивный психоз* характеризуется чередованием периодов чрезмерного подъема с депрессией и иногда сопровождается иллюзиями и галлюцинациями. Большинство страдающих им людей большую часть своей жизни здоровы, но время от времени у них возникают рецидивы болезни. *Паранойя* — психоз, для которого характерны навязчивые идеи, обычно мания величия или мания преследования. Для *dementia praecox* (один из видов *шизофрении*) типичен уход от повседневной жизни в мир грез, который как бы становится для больного реальным миром.

Лечить психозы гораздо труднее, чем неврозы, и в большинстве случаев не удается добиться стойкого излечения. Одним из самых энергичных методов лечения служит шоковая терапия, основанная на представлении о том, что сильная встряска может вернуть больного в нормальное состояние. Больному вводят инсулин или метразол или же воздействуют на него электрическим током, вызывая у него сильнейшие судороги. Такие способы лечения имеют много недостатков, и механизм их действия не вполне выяснен, но в ряде случаев та или иная разновидность шоковой терапии приводила к излечению. Нередко хорошие результаты дает лечение некоторыми новыми лекарственными веществами, например хлорпромазином, и оно постепенно вытесняет шоковую терапию.

274. ПЕРИФЕРИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА ПОЗВОНОЧНЫХ

От головного и спинного мозга отходят парные *черепномозговые* и *спинномозговые нервы*, связывающие мозг со всеми рецепторами и эффекторами организма; эти нервы составляют *периферическую нервную систему*. Черепномозговые и спинномозговые нервы состоят из пучков нервных волокон. Что касается тел нервных клеток, то в периферической нервной системе находятся только тела чувствительных нейронов, образующие скопления (так называемые *ганглии*, или *нервные узлы*) вблизи головного и спинного мозга, и тела некоторых двигательных нейронов *вегетативной нервной системы*, которая будет рассмотрена позже.

Черепномозговые нервы. От различных отделов головного мозга отходят 12 пар нервов, которые иннервируют главным образом органы чувств, мышцы и железы, расположенные на голове. Эти же 12 пар, иннервирующие сходные образования, мы встречаем у всех высших позвоночных — у рептилий, птиц и млекопитающих; у рыб и амфибий имеются только первые 10 пар. Подобно всем нервам, эти нервы

состоят из отростков нейронов, хотя в одних (I, II и VIII пары) эти отростки принадлежат только чувствительным нейронам, в других (III, IV, VI, XI и XII пары) — почти исключительно двигательным, а в третьих (V, VII, IX и X пары) — как чувствительным, так и двигательным нейронам. Названия черепномозговых нервов и иннервируемые ими структуры указаны в табл. 14. Один из самых важных черепномозговых нервов — блуждающий нерв, который образует часть вегетативной нервной системы и иннервирует внутренние органы грудной полости и верхней части брюшной полости.

Спинномозговые нервы. Все спинномозговые нервы являются смешанными, т. е. содержат двигательные и чувствительные волокна примерно в одинаковых количествах. У человека они отходят от спинного мозга симметричными парами (всего 31 пара), и каждая пара иннервирует рецепторы и эффекторы определенного участка тела. Каждый нерв начинается от спинного мозга в виде двух тяжей, или корешков, которые вскоре соединяются, образуя спинномозговой нерв. Все чувствительные волокна *входят* в спинной мозг через *задние корешки*,

ТАБЛИЦА 14
Черепномозговые нервы человека

№ пары	Название	Места окончаний чувствительных волокон	Эффекторы, иннервируемые двигательными волокнами
I	Обонятельный	Обонятельный эпителий носа (обоняние)	—
II	Зрительный	Сетчатка глаза (зрение)	—
III	Глазодвигательный	Проприоцепторы мышц глазного яблока (мышечное чувство)	Мышцы, двигающие глазное яблоко (совместно с IV и VI парами); мышцы, изменяющие форму хрусталика; мышцы, сужающие зрачок
IV	Блоковый	То же	Другие мышцы, двигающие глазное яблоко
V	Тройничный	Зубы и кожа лица	Некоторые из жевательных мышц
VI	Отводящий	Проприоцепторы мышц глазного яблока (мышечное чувство)	Другие мышцы, двигающие глазное яблоко
VII	Лицевой	Вкусовые почки передней части языка	Мышцы лица; подчелюстные и подъязычные железы
VIII	Слуховой	Улитка (слух) и полукружные каналы (чувство равновесия, поступательного движения и вращения)	—
IX	Языко-глоточный	Вкусовые почки задней трети языка; слизистая глотки	Околоушная железа; мышцы глотки, используемые при глотании
X	Блуждающий	Нервные окончания во многих внутренних органах (легких, желудке, аорте, гортани)	Парасимпатические волокна, идущие к сердцу, желудку, тонкому кишечнику, гортани, пищеводу
XI	Добавочный	Мышцы плеча (мышечное чувство)	Мышцы плеча
XII	Подъязычный	Мышцы языка (мышечное чувство)	Мышцы языка

а все двигательные волокна *выходят* из него через *передние корешки*. Если перерезать задний корешок, то иннервируемая данным нервом часть тела полностью теряет чувствительность, но это не сопровождается параличом мышц. Если же перерезан передний корешок, то наблюдается полный паралич мышц, иннервируемых этим нервом, но ощущения прикосновения, давления и температуры, кинестетические ощущения (чувство движения и положения частей тела) и болевая чувствительность не нарушаются. Толщина каждого из спинномозговых нервов соответствует величине того участка тела, который он иннервирует; у человека крупнее всех пара нервов, идущая к ногам. Каждый спинномозговой нерв вскоре после слияния переднего и заднего корешков делится на три ветви: *дорзальную ветвь*, иннервирующую кожу и мышцы спины, *вентральную ветвь*, идущую к коже и мышцам боков и живота, и *вегетативную ветвь*, обслуживающую внутренности (рис. 378).

275. РЕФЛЕКСЫ И РЕФЛЕКТОРНЫЕ ДУГИ

Одна из простейших форм деятельности нервной системы, связанных с реакцией на раздражение, — это *рефлекс*. Рефлексом называют относительно стереотипную, автоматическую, врожденную реакцию, которая обычно затрагивает лишь часть тела, а не весь организм. Примерами могут служить сгибание ноги в ответ на болевое раздражение или сужение зрачка под действием яркого света. Если мы наступили на что-нибудь острое или прикоснулись к чему-нибудь горячему, мы не ожидаем, пока при участии головного мозга почувствуем боль и, подумав, решим, что делать; наша реакция бывает мгновенной и автоматической. Мы рефлексорно отдергиваем ногу или руку еще до того, как возникнет ощущение боли. Многие более сложные действия нашей повседневной жизни, например ходьба, тоже в значительной мере регулируются рефлексам. Мы уже познакомились с рефлексам, играющими важную роль в регуляции ритма сердца, кровяного давления, дыхания, слюноотделения, моторики пищеварительного тракта и т. п. Рефлексы были впервые основательно изучены Чарлзом Шеррингтоном на рубеже XIX и XX веков, и в 1906 году вышла его книга «Интегративная деятельность нервной системы», ставшая одним из классических произведений в области биологии.

Для осуществления рефлексорного акта необходимы по меньшей мере два нейрона: чувствительный нейрон с рецептором, воспринимаю-

щим раздражитель, и соединенный с ним при помощи синапса двигательный нейрон, оканчивающийся на каком-либо эффекторе (например, мышце). Такая цепь называется *рефлексорной дугой*; в данном случае это дуга простейшего типа — *моносинаптическая*, так как в ней только один синапс, который связывает чувствительный нейрон с двигательным. В большинстве рефлексорных дуг между этими двумя нейронами имеется еще один или несколько вставочных нейронов (рис. 396).

Как правило, в рефлексам участвует много спинномозговых вставочных нейронов. Таким образом, роль спинного мозга не сводится к одной лишь передаче сигналов в головной мозг и обратно — из головного мозга на периферию; другая важная его функция состоит в интеграции рефлексорного поведения. Интегративную функцию спинного мозга удобно изучать на спинальных животных, т. е. на животных, у которых головной мозг разрушен или отделен от спинного; при этом все спинномозговые рефлексам полностью сохраняются. Это можно продемонстрировать, если разрушить у лягушки головной мозг, не затрагивая спинной мозг, и затем прикладывать к спине животного кусочек бумаги, смоченной в кислоте. Сколько бы раз мы ни прикладывали к коже кусочек бумаги, одна нога будет неизменно подниматься и сбрасывать его. Эта реакция, требующая согласованного действия многих мышц, является чисто рефлексорной и ясно демонстрирует одну из основных особенностей всякого рефлексам — точную и безотказную повторяемость; лягушка, обладающая головным мозгом, может быть, сбросила бы таким образом бумажки два или три раза, но в конце концов сделала бы что-нибудь другое — вероятно, ускакала бы прочь.

Степень сложности рефлексам зависит от числа участвующих в нем сегментов спинного мозга. В некоторых приведенных выше примерах простых рефлексам вся рефлексорная дуга помещается в одном сегменте. Однако многие рефлексам требуют координированной работы нейронов, находящихся в двух или нескольких сегментах. Например, чесательный рефлекс, рефлекс выпрямления и ходьба связаны с интеграцией большого количества сенсорной информации, поступающей во многие сегменты спинного мозга. Таким образом, в рефлексам могут участвовать различные уровни нервной системы, и степень сложности рефлексорных реакций может быть различной. Для осуществления некоторых рефлексорных актов, например ходьбы, необходимы даже известные влияния со стороны среднего мозга. Определенные

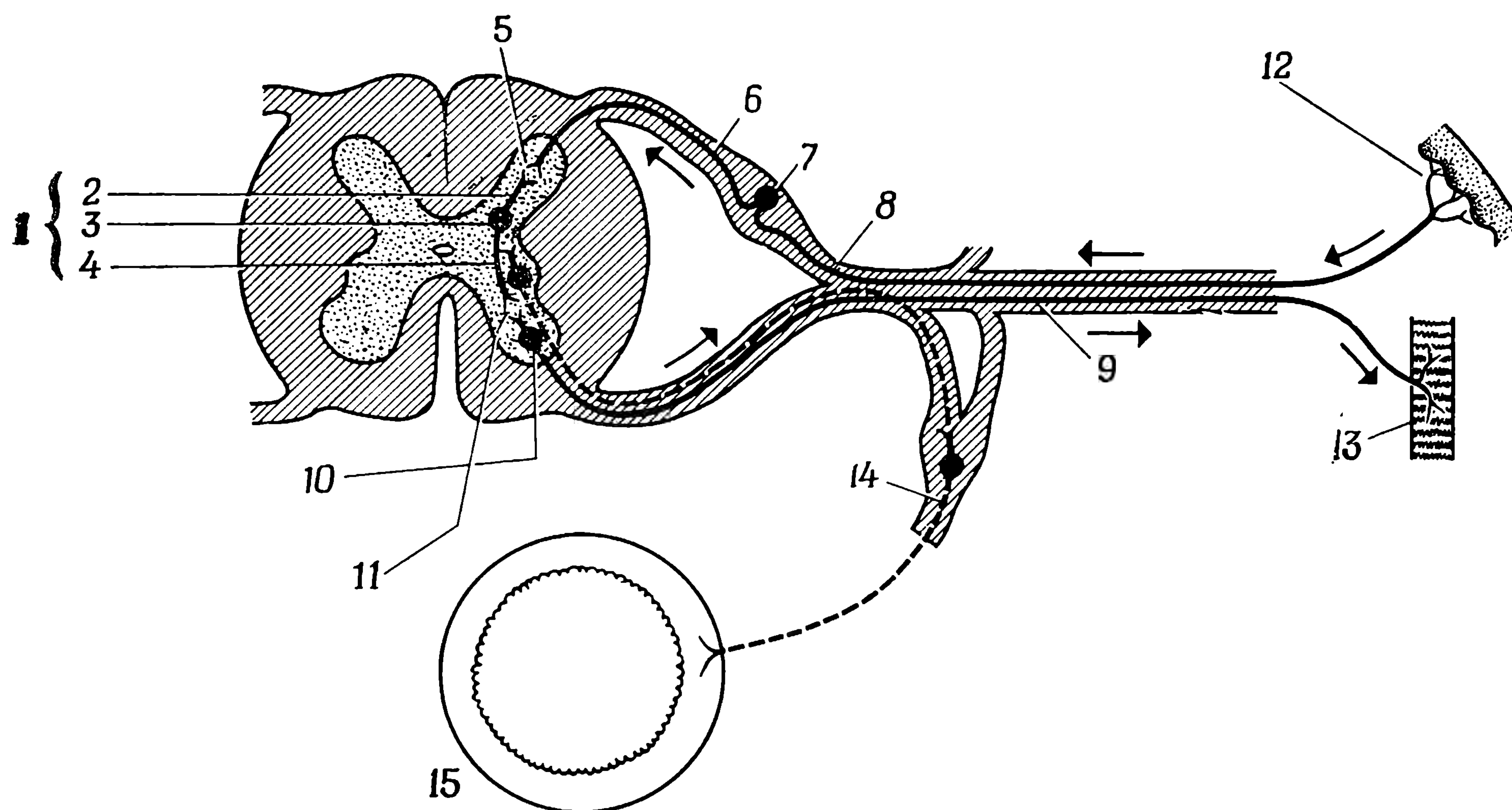


Рис. 396. Схема рефлекторной дуги (пути импульса показан стрелками).

1 — вставочный нейрон; 2 — дендрит; 3 — тело нейрона; 4 — аксон; 5 — синапс между чувствительным и вставочным нейронами; 6 — аксон чувствительного нейрона; 7 — тело чувствительного нейрона; 8 — аксон чувствительного нейрона; 9 — аксон двигательного нейрона; 10 — тело двигательного нейрона; 11 — синапс между вставочным и двигательным нейронами; 12 — рецептор в коже; 13 — мышца; 14 — симпатический ганглий; 15 — кишка.

виды рефлексов, в том числе условные рефлексy, будут более подробно рассмотрены в главе о поведении (гл. XXIV).

276. МЫШЛЕНИЕ, ПАМЯТЬ И НАУЧЕНИЕ

Пока еще невозможно дать полное физиологическое объяснение психологическим явлениям мышления, памяти и научения. Полагают, что в основе мышления лежат сложные физиологические процессы, связанные с распространением нервных импульсов по определенным нейронным путям в мозгу. Возможно, что та или иная мысль связана с прохождением нервных импульсов по замкнутой нейронной цепи. В состав такой реверберирующей цепи может входить от полудюжины до нескольких сот нейронов или даже более, и она активируется либо сенсорными импульсами, либо импульсами, спонтанно возникающими в мозгу. Согласно этой теории, мысли изменяются, когда нервные импульсы проходят по другой «реверберирующей» цепи, образованной иной группой нейронов.

Воспоминания — это мысли, которые возникают спустя некоторое время (исчисляемое минутами, месяцами или годами) после первоначального появления этих мыслей и, по-видимому, вызываются возобновлением циркуляции импульсов в нейронной цепи. Было высказано предположение, что непрерывное прохождение импульсов через синапсы данной цепи ведет к уменьшению сопротивления в этих синапсах и повышает способность цепи к проведению нервных импульсов. Процесс науче-

ния, возможно, связан с многократным использованием определенного нейронного пути, приводящим в конце концов к значительному уменьшению синаптического сопротивления.

В последние годы была выдвинута гипотеза о том, что память связана с синтезом РНК и что каждое запоминаемое событие кодируется в центральной нервной системе специфическими последовательностями нуклеотидов в РНК. Установлены интересные корреляции между обменом РНК и нервной деятельностью, однако физиологическая и биохимическая основа памяти остается невыясненной.

Некоторые опыты, например такие, в которых животные научаются проходить через лабиринт, чтобы получить пищу или избежать электрических ударов, подчеркнули роль «проб и ошибок» в научении. У высших млекопитающих — обезьян и человека — обнаруживается, кроме того, феномен «понимания», или возникновения «идеи». После нескольких проб, сделанных наудачу, испытуемый схватывает сущность решения задачи и после этого частота успешных решений становится очень высокой.

Настроения и эмоции. Такие явления, как настроения и эмоции, а также склад личности в целом тоже зависят от активности коры больших полушарий, но лежащие в их основе нервные механизмы не выяснены. Эти проявления, так же как и другие виды деятельности высших мозговых центров, находятся под сильным влиянием физиологического состояния организма; на состояние психики может резко влиять состояние желудка. Различные гормоны тоже влияют на работу головного мозга; например,

у многих женщин перед самой менструацией и во время нее бывают периоды душевной депрессии, а менопауза (период, когда менструальный цикл прекращается, обычно в возрасте 40—50 лет) очень часто сопровождается глубокими эмоциональными и психическими расстройствами.

277. ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Сердце, легкие, пищеварительный тракт и другие внутренние органы иннервированы особым комплексом периферических нервов, в совокупности называемых автономной, или вегетативной, нервной системой. Система эта в свою очередь состоит из двух частей: симпатической и парасимпатической.

Вегетативная нервная система в целом содержит как чувствительные, так и двигательные волокна, но она отличается от остальной нервной системы рядом особенностей. Контроль над этими нервами со стороны больших полушарий невозможен: мы не можем произвольно ускорить или замедлить частоту сердечных сокращений или действие мускулатуры желудка и кишечника. Еще одна важная особенность вегетативной нервной системы состоит в том, что каждый внутренний орган получает двойной набор волокон: одна группа волокон подходит к органу в составе симпатических нервов, а другая — в составе парасимпатических. Импульсы с симпатических и парасимпатических нервов оказывают на иннервируемый орган противоположное действие. Если первые, например, усиливают какую-либо активность, то вторые ослабляют ее (табл. 15).

Следующая особенность вегетативной системы состоит в том, что двигательные импульсы

идут от головного или спинного мозга до органа-эффектора не по одному нейрону, как импульсы ко всем другим частям тела, а через два или большее число последовательных нейронов. Тело первого нейрона этой цепи, так называемого *преганглионарного нейрона*, находится в головном или спинном мозгу, а тело второго нейрона — *постганглионарного* — в ганглии, лежащем вне центральной нервной системы (рис. 396). Тела симпатических постганглионарных нейронов расположены вблизи спинного мозга, ганглии парасимпатических нервов — вблизи иннервируемых органов или даже в их стенках. Афферентные волокна от внутренних органов входят в центральную нервную систему вместе с соматическими нервными волокнами.

Симпатическая система. Симпатическая нервная система состоит из волокон, клеточные тела которых лежат в боковых столбах серого вещества спинного мозга. Их аксоны выходят через передние корешки спинномозговых нервов вместе с двигательными волокнами, идущими к скелетным мышцам, а затем отделяются от этих волокон и образуют вегетативную ветвь спинномозгового нерва, идущего к *симпатическому ганглию*. Эти ганглии парные; по обе стороны спинного мозга от шеи до области живота тянутся цепочки из 18 ганглиев (рис. 397). В каждом ганглии аксон первого нейрона образует синапс с дендритом второго нейрона. Тело этого второго нейрона находится внутри ганглия, а его аксон направляется к иннервируемому органу.

Кроме волокон, идущих от каждого спинномозгового нерва к соответствующему ганглию, имеются волокна, идущие от одного ганглия к следующему. Аксоны некоторых из постганглионарных нейронов идут от симпатического

ТАБЛИЦА 15
Действие вегетативной нервной системы

Иннервируемый орган	Действие симпатических нервов	Действие парасимпатических нервов
Сердце	Усиление и учащение сердечных сокращений	Ослабление и замедление сердечных сокращений
Артерии	Сужение артерий и повышение кровяного давления	Расширение артерий и понижение кровяного давления
Пищеварительный тракт	Замедление перистальтики, уменьшение активности	Ускорение перистальтики, повышение активности
Мочевой пузырь	Расслабление пузыря	Сокращение пузыря
Мускулатура бронхов	Расширение бронхов, облегчение дыхания	Сокращение бронхов
Мышечные волокна радужной оболочки	Расширение зрачка	Сужение зрачка
Мышцы, поднимающие волосы	Поднятие волос	Прилегание волос
Потовые железы	Усиление секреции	Ослабление секреции

ганглия назад к спинномозговому нерву и проходят в его составе к иннервируемым ими потовым железам, мышцам, поднимающим волосы, и мускулатуре стенок кровеносных сосудов. Аксоны других постганглионарных нейронов направляются от шейных симпатических ганглиев вверх к слюнным железам и к радужной оболочке глаза. Чувствительные волокна симпатической системы проходят внутри тех же нервных стволов, что и двигательные, но всту-

пают в спинной мозг через задние корешки вместе с другими чувствительными нервами, не принадлежащими к вегетативной системе.

Парасимпатическая система. Эта система состоит из волокон, начинающихся в головном мозгу и выходящих в составе III, VII, IX и особенно X (блуждающего) черепномозговых нервов, и из волокон, начинающихся в крестцовом отделе спинного мозга и выходящих со спинномозговыми нервами этого отдела (рис. 397).

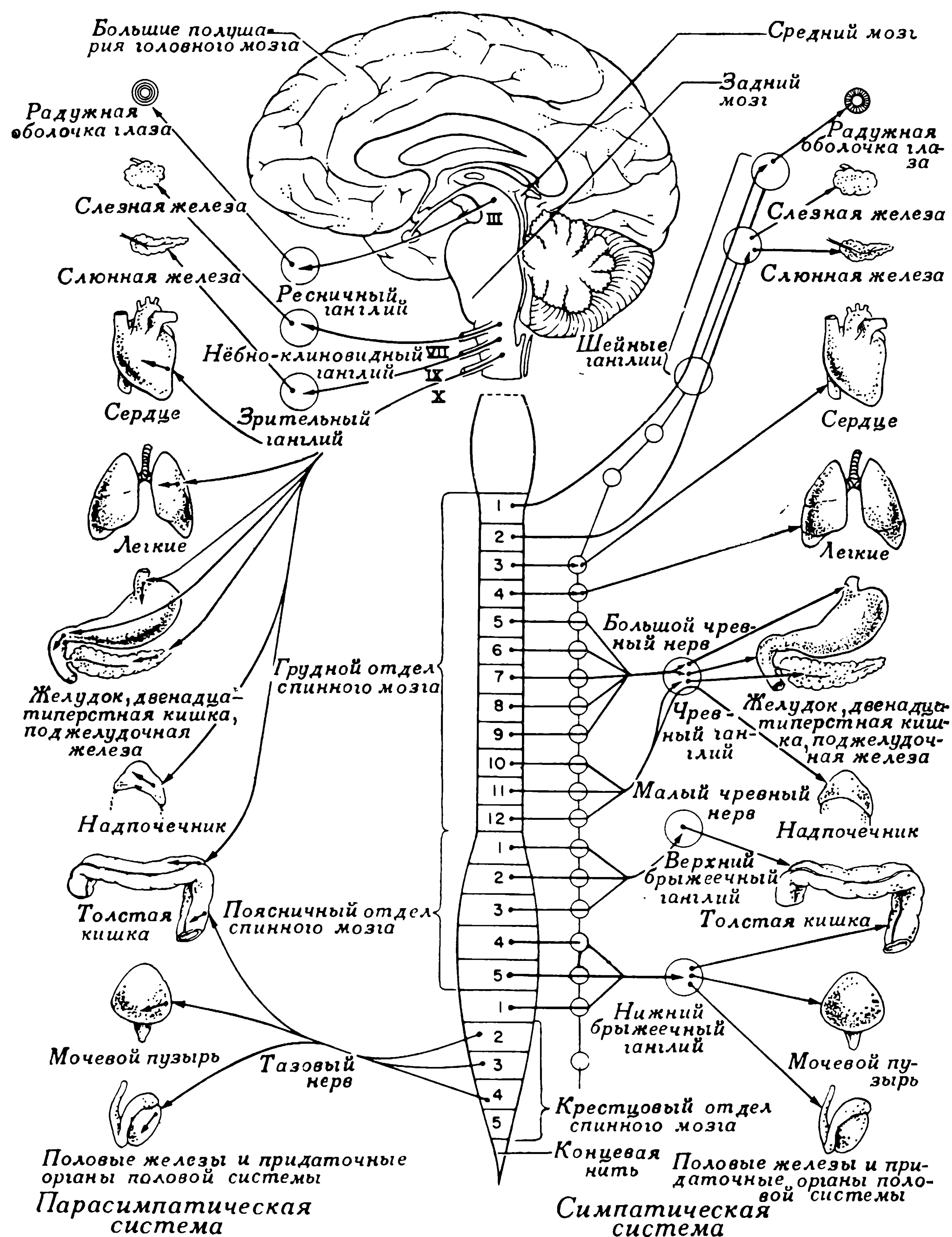


Рис. 397. Схема вегетативной нервной системы.

Римскими цифрами обозначены порядковые номера черепномозговых нервов.

Блуждающий нерв берет начало в продолговатом мозгу и спускается через область шеи в грудную и брюшную полости, где иннервирует сердце, дыхательную систему и пищеварительный тракт. Толстые кишки и мочеполовая система иннервируются парасимпатическими волокнами через тазовые спинномозговые нервы. Радужная оболочка глаза, подъязычные и подчелюстные железы и околоушная железа иннервируются соответственно III, VII, и IX парами черепномозговых нервов. Все эти нервы содержат аксоны преганглионарных нейронов в цепи; ганглии парасимпатической системы расположены в иннервируемых ими органах или около них, так что все аксоны постганглионарных нейронов сравнительно короткие.

278. НЕРВНАЯ СИСТЕМА НИЗШИХ ЖИВОТНЫХ

У одноклеточных животных, таких, как амеба и парамеция, нет нейронов, так как все тело их состоит из одной клетки. Амеба способна на некоторые простые реакции, например стремление приблизиться к пище или уйти от острия иглы, однако никаких специальных структур для интеграции у нее, очевидно, нет. Парамеция, тело которой покрыто тысячами мельчайших ресничек, должна координировать их биение, чтобы передвигаться в воде; эту координацию осуществляет система тонких нейромоторных волокон, которые тянутся от переднего конца тела ко всем ресничкам. Если перерезать эти волокна (такая операция производится под микроскопом), то биение ресничек становится беспорядочным.

В эволюционной истории многоклеточных животных нервная ткань выработалась довольно рано. Нейроны, синапсы и нервно-мышечные соединения уже имеются у кишечнополостных и сравнительно мало изменились в ходе дальнейшей эволюции. У различных беспозвоночных нейроны и синапсы устроены в основном так же, как и у человека. Эволюционное развитие нервной системы выражалось в огромном *увеличении числа элементов* (нейронов), в *дифференциации формы* нейронов и в их *функциональной специализации*, в *усложнении межнейронных связей* и в образовании группировок из нейронов, обладающих общими или связанными между собой функциями, и, наконец, в *централизации* нервной ткани.

У кишечнополостных, например, нет центральной нервной системы. Нейроны более или менее равномерно распределены у них по всему телу, обычно в форме сети; однако у медуз и актиний отмечается некоторая тенденция к группировке нейронов в нервные цепочки. Как пра-

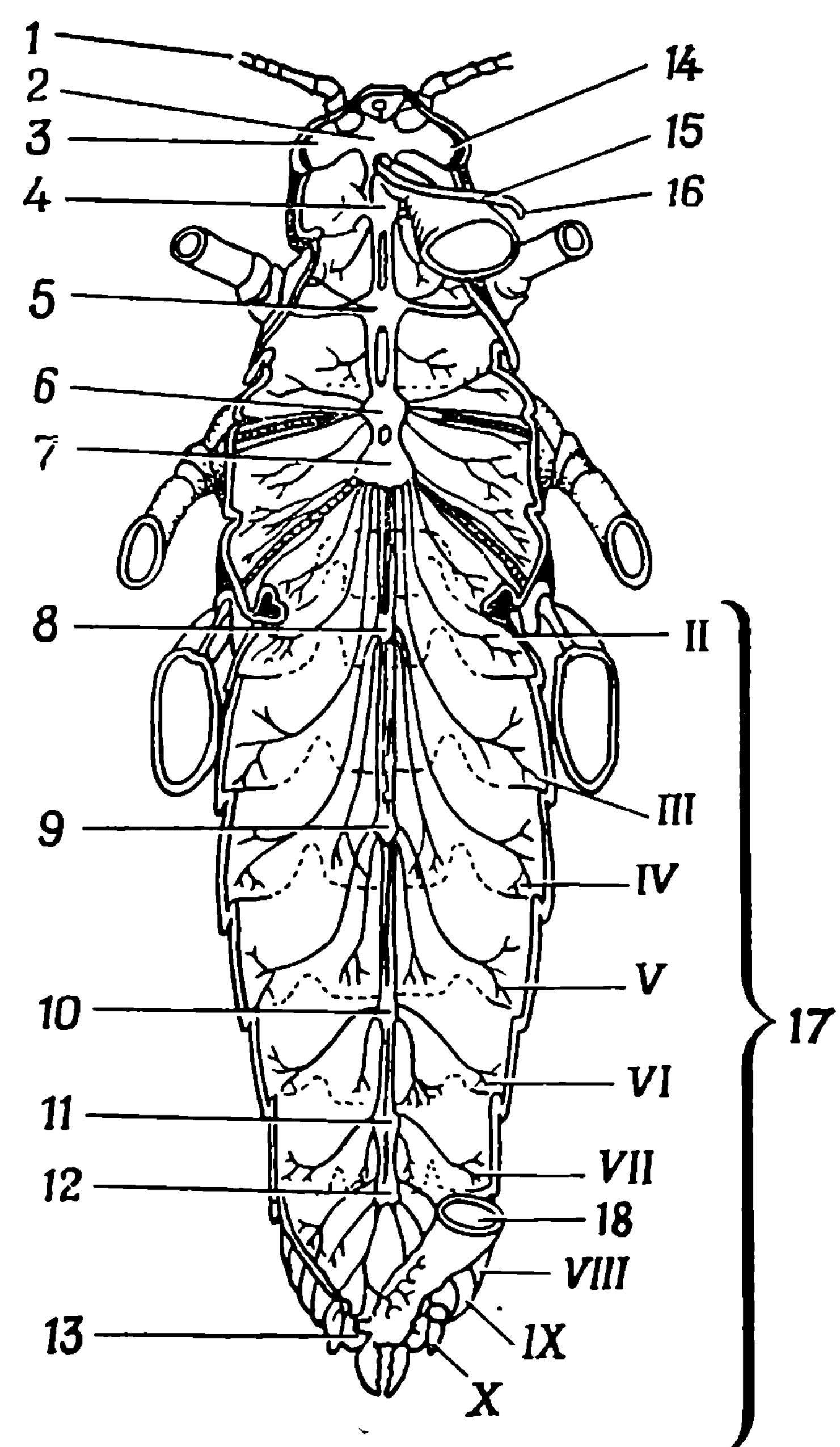


Рис. 398. Брюшная нервная цепочка и головной мозг прямокрылого *Dissosteira carolina*.

1 — антенна; 2 — головной мозг; 3 — зрительная доля; 4 — подглоточный узел; 5 и 6 — грудные ганглии; 7 — слившиеся третий грудной и первые три брюшных ганглия; 8—12 — брюшные ганглии; 13 — церка; 14 — глаз; 15 — слюнная железа; 16 — аорта; 17 — сегменты брюшка; 18 — прямая кишка.

вило, нейроны соединены синапсами, хотя у гидр нервная сеть, по-видимому, представляет собой синцитий из слившихся нейронов. Все нервные клетки в общем сходны между собой, но у более сложно организованных представителей кишечнополостных имеется некоторая дифференцировка на сенсорные, ганглиозные и двигательные нейроны.

Среди беспозвоночных нервная система достигает наивысшего развития у членистоногих (насекомых, пауков, крабов, омаров) и у головоногих моллюсков (осьминогов и кальмаров). У этих животных имеется головной мозг и продольный нервный тяж, аналогичный спинному мозгу позвоночных. У беспозвоночных головной мозг расположен на спинной стороне тела, а сплошной (не имеющий полости) нервный тяж — на брюшной стороне; эти два образования соединены парой тяжей, огибающих пищевод. У кольчатых червей и у примитивных представителей членистоногих имеется по паре ганглиев в каждом сегменте тела. У некоторых более высокоразвитых форм, например у пауков и мух, эти ганглии сливаются между собой. Если мы сравним таракана или прямокрылое с мухой, то увидим, что у первых еще сохранились парные ганглии в каждом сегменте

(рис. 398), тогда как у мухи, помимо головного мозга и подглоточного ганглия, имеется только одна крупная ганглиозная масса, расположенная в грудном отделе.

Несмотря на малые размеры, нервная система у беспозвоночных может быть необычайно сложна. У речного рака, например, в ней удалось насчитать 97722 нейрона. Высокого развития достигают органы чувств — сложные глаза, органы химического чувства и разнообразные механорецепторы, участвующие в оценке положения тела и его частей, в осязании и в управлении осязательными движениями. Орга-

низация синаптических связей настолько сложна, что не поддается анализу. Головной мозг и ганглии буквально набиты вставочными нейронами, выполняющими интегративные функции. Существует также аналог вегетативной нервной системы позвоночных — подсистема, иннервирующая сердце, различные отделы пищеварительного тракта и главные эндокринные органы. Отношения между нервной системой и эндокринными органами сходны с тем, что мы находим у позвоночных, у которых имеется тесная связь между гипоталамусом и гипофизом.

ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

В координации деятельности различных частей организма у животных и растений важную роль играют *гормоны*. Эти вещества, выделяемые эндокринными железами, переносятся током крови к клеткам других частей тела и регулируют их активность. Быстрые реакции мышц и желез, измеряемые миллисекундами, обычно находятся под контролем импульсов, передаваемых клетками нервной системы. Реакции же, регулируемые гормонами, как правило, развиваются медленнее — в течение нескольких минут, часов или даже недель, но зато носят более длительный характер, чем те реакции, которыми управляет нервная система. Длительные приспособительные изменения процессов обмена, роста и размножения регулируются обычно эндокринной системой. Гормоны регулируют также концентрацию глюкозы, натрия, калия, кальция и многих других веществ в крови и внеклеточных жидкостях.

Эндокринными называются железы, продукты которых выделяются не в проток, ведущий на поверхность тела или в полость какого-либо внутреннего органа, а непосредственно в кровь. Поэтому их иногда называют еще железами без выводных протоков или *железами внутренней секреции*. Щитовидная железа, паращитовидные железы, гипофиз и надпочечники выделяют только гормоны и действительно не имеют никаких выводных протоков. Поджелудочная железа, яичники и семенники обладают двойкой функцией: они вырабатывают как секреты, выделяемые через протоки наружу, так и гормоны (инкреты), переносимые кровью.

279. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

Для того чтобы убедиться в том, что данный орган действительно обладает эндокринной функцией, обычно удаляют этот орган у подопытного животного и изучают последствия этого. Затем пробуют заменить удаленную железу такой же железой, пересаженной от другого животного, и выясняют, можно ли таким путем устранить последствия, вызванные удалением

железы. Пересаживая новую железу, следует позаботиться о том, чтобы она могла соединиться только с кровеносной системой хозяина, а не с каким-либо протоком. Далее пробуют скормливать животному, у которого удалили железу, высушенную ткань этой железы, чтобы установить, можно ли таким способом заменить активное вещество, т. е. гормон. Наконец, пользуясь различными растворителями, приготавливают экстракты из железы; при этом выясняется, в чем растворяется активное вещество, что может дать некоторые указания относительно его химической природы. Приготовив экстракт из железы (иногда — из крови или мочи) и очистив его соответствующими химическими или физическими методами, можно в конце концов получить гормон в чистом виде и полностью определить его химическую структуру. На каждом этапе экстрагирования и очистки испытывают активность полученного материала, впрыскивая его подопытному животному, у которого удалена исследуемая железа. Таким путем окончательно устанавливают, какой именно химический компонент первоначального экстракта способен устранять изменения, вызванные удалением железы.

Гормоны — поразительно активные вещества: даже ничтожные количества их оказывают ясно выраженное влияние на строение или функцию той или иной части тела. Эндокринные железы одновременно выделяют лишь очень небольшие количества гормонов, так что содержание последних в циркулирующей крови весьма невелико. Даже с мочой они выделяются в довольно незначительных количествах, и поэтому получение гормона в чистом виде может оказаться нелегким делом. Для получения нескольких миллиграммов чистого эстрадиола (один из женских половых гормонов) пришлось изготовить экстракт из более чем двух тонн свиных яичников! После выделения и идентификации гормона, секретлируемого данной железой, и определения его химической структуры его можно получать синтетическим путем и применять для лечения болезней, вызываемых недостаточностью этого гормона.

280. ЧТО ТАКОЕ ГОРМОН?

«Гормон» — не химическое понятие, так как этот термин не относится к какому-либо определенному классу химических соединений; это скорее физиологический термин. Согласно классическому определению Э. Старлинга, «гормон — это вещество, выделяемое клетками в одной части тела и переходящее в какую-нибудь другую его часть, где оно действует в очень малой концентрации, регулируя рост или активность клеток». Гормоны обычно переносятся из места своего образования к месту своего действия с током крови, однако нейrogормоны могут распространяться по аксонам, а переносчиком простагландинов служит семенная жидкость. Гормоны играют координирующую роль у позвоночных, насекомых, ракообразных и растений. Возможно, что эндокринные железы есть и у других организмов; половые гормоны выделены у многих низших животных.

Вещества, обладающие гормональным действием, удивительно разнообразны по своему химическому строению. Некоторые гормоны представляют собой *аминокислоты* или производные аминокислот (тироксин, адреналин, мелатонин, индолилуксусная кислота); другие являются *пуринами* (цитокинин), производными *жирных кислот* (простагландины, ювенильный гормон), *короткими пептидами* (окситоцин, антидиуретический гормон), *длинными пептидами* (АКТГ, глюкагон, инсулин), *белками* (гонадотропины, гормон роста), *стероидами* (половые гормоны, гормоны коры надпочечников, экдизон) или *дитерпеновыми соединениями* со сложной кольцевой структурой (гиббереллины). Вряд ли можно ожидать, что механизм действия всех этих разнообразных веществ на клеточные функции окажется одинаковым или сходным. И в самом деле, постепенно выясняется, что некоторые, а может быть и многие, гормоны обладают весьма различными механизмами регулирования клеточной активности.

Производные аминокислот. *Адреналин* и *норадреналин* (рис. 399) представляют собой амины, образующиеся в результате декарбоксилирования аминокислоты *тирозина*. Они синтезируются и накапливаются в *хромаффинных клетках* мозгового вещества надпочечников, освобождаясь при стимуляции этих клеток импульсами, приходящими по симпатическим нервным волокнам. Норадреналин выделяют также окончания некоторых аксонов; он служит здесь медиатором, передающим возбуждение дендритам следующего нейрона.

Другое производное тирозина — гормон *тироксин* — синтезируется в щитовидной железе. Эта железа обладает поразительно эффективным механизмом активного переноса иода (в форме иодид-иона) и может накапливать иод из крови; при этом его концентрация в ткани железы становится во много раз выше, чем в крови. В результате иодирования остатков тирозина получается дииодтирозин, два остатка которого, соединяясь, образуют тироксин (рис. 400). Во время этих двух реакций аминокислотные остатки находятся не в свободном состоянии, а входят в состав крупной белковой молекулы — *тиреоглобулина*. Тироксин содержит 4 атома иода, а близкое к нему соединение *трииодтиронин*, тоже обладающее гормональной активностью, содержит 3 атома иода. *Тиреотропный* (стимулирующий щитовидную железу) *гормон*, выделяемый передней долей гипофиза, усиливает все процессы, с которыми связана выработка тирокина: поглощение иода, присоединение иода к тирозину и отделение тирокина от тиреоглобулина.

Индолилуксусная кислота — главный ростовой гормон растений, или *ауксин*, образуется из аминокислоты триптофана путем ее переаминирования и декарбоксилирования (рис. 401). В каждый данный момент в растениях содержатся лишь очень небольшие количества ауксина, так как он под действием фермента превращается в неактивное вещество индолформальдегид.

Производные пуринов. Второй ростовой гормон растений, первоначально названный «фактором кокосового молока», оказался производным аденина. Он содержит 5-углеродную изоприноидную цепь, присоединенную к аминогруппе при 6-м атоме углерода пуринового кольца (рис. 402). *Зеатин*, содержащийся в молодых зернах кукурузы, представляет собой 6-(4-окси-3-метил-транс-2-бутениламино) пурин. Очень сходный пурин был найден в составе сериновой и тирозиновой транспортных РНК (разд. 70); это 6-(γ , γ -диметилаллиламино) пурин, который отличается от зеатина только отсутствием гидроксильной группы у одной из метильных групп боковой цепи.

Производные жирных кислот. *Простагландины*, производные 20-углеродных ненасыщенных жирных кислот, имеют 5-углеродное кольцо в середине цепи и ОН-группы или кетогруппы при некоторых атомах углерода (рис. 403). Эти гормоны секретируются семенным пузырьком, переносятся с семенной жидкостью в женские половые пути и регулируют активность мускулатуры матки. Они синтезируются из полиненасыщенных жирных кислот,

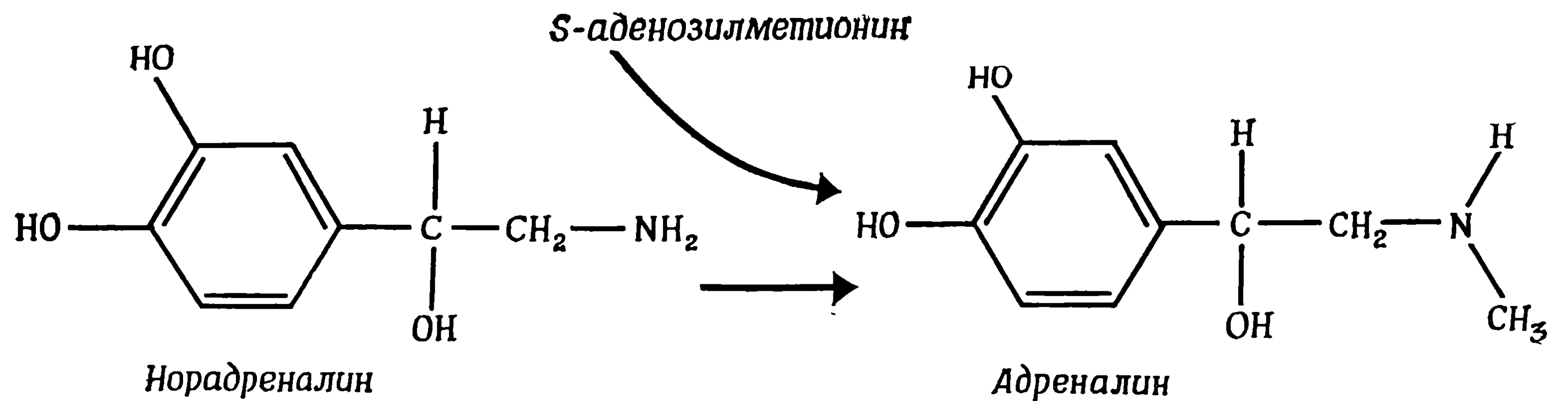


Рис. 399. Образование адреналина из норадреналина.

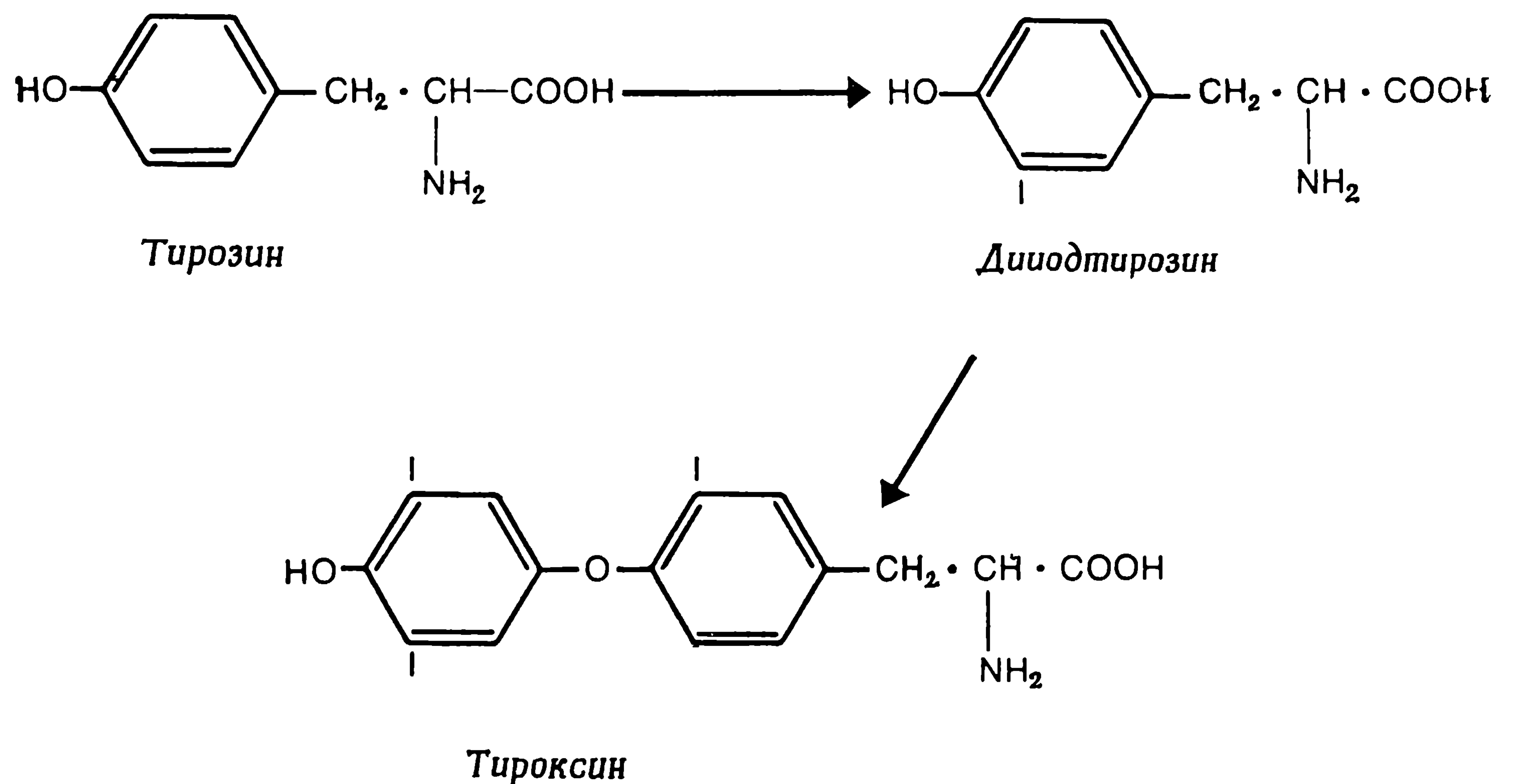


Рис. 400. Образование тироксина из тирозина.

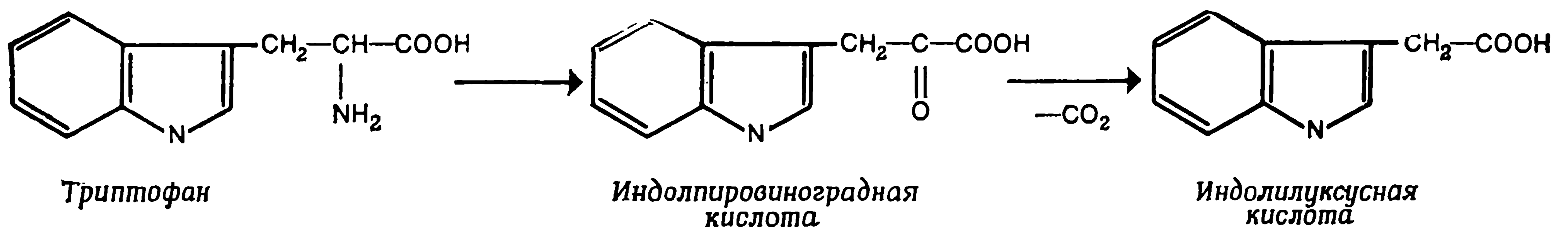


Рис. 401. Образование индолилуксусной кислоты (ауксина) из триптофана.

например *арахидоновой* — 20-углеродной жирной кислоты с четырьмя двойными связями. Простагландины оказывают влияние, помимо матки, и на другие ткани и, возможно, вырабатываются не только в семенном пузырьке.

Короткие пептиды. *Окситоцин* и *вазопрессин*, или *антидиуретический гормон*, — короткие пептиды, состоящие из 9 аминокислот, из которых 7 идентичны в обоих гормонах (рис. 404). Но хотя эти вещества различаются между собой только двумя аминокислотами, они обладают совершенно разными физиологическими свойствами. Оба они синтезируются в нейро-

секреторных клетках супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса, а затем по аксонам этих клеток переходят в заднюю долю гипофиза, где накапливаются и откуда впоследствии выделяются.

Гормон, стимулирующий меланофоры, или *интермедин* — пептид, состоящий из 13 аминокислот, — образуется в передней доле гипофиза. У лягушек и других земноводных он, по-видимому, участвует в реакции потемнения кожи, вызывая расширение находящихся в ней пигментных клеток — меланофоров. Роль этого гормона у человека и других млекопи-

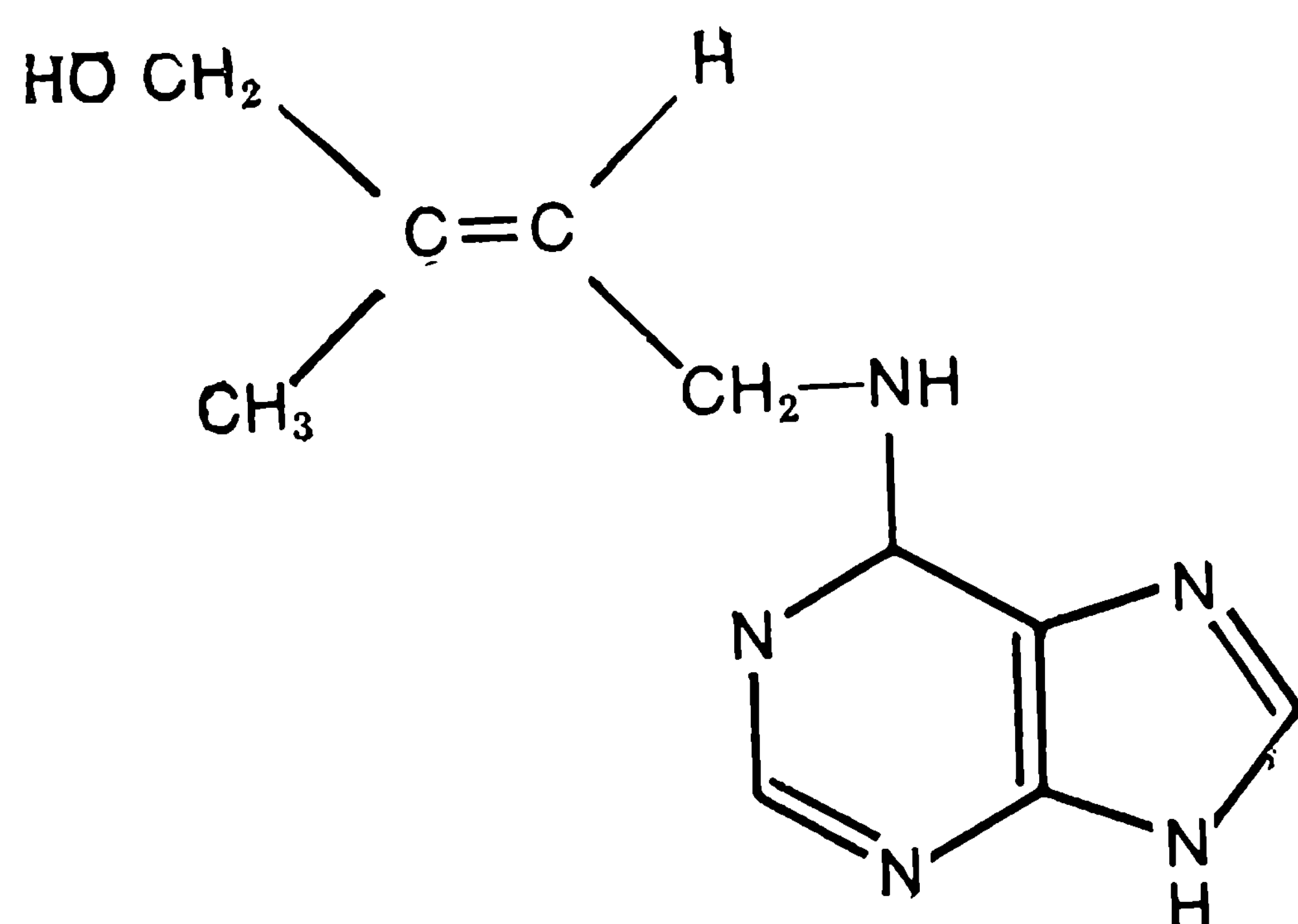


Рис. 402. Строение одного из цитокининов — зеатина

тающих неясна; гипофиз человека вырабатывает интермедин, и кожа обладает к нему некоторой чувствительностью.

Длинные пептиды. Инсулин, глюкагон, адренокортикотропный гормон (АКТГ) и кальцитонин — несколько более длинные пептиды, состоящие примерно из трех десятков аминокислот. *Инсулин*, выделяемый β -клетками поджелудочной железы, состоит из двух пептидных цепей, соединенных дисульфидными мостика-

ми; одна из его цепей содержит 21, а другая — 30 аминокислот. Недавно выяснилось, что инсулин образуется в β -клетках в виде одной пептидной цепи, состоящей из 84 аминокислот. Эта цепь, называемая *проинсулином*, свертывается, затем образуются три дисульфидные связи, а из середины цепи в результате гидролиза выпадает участок, состоящий из 33 аминокислот, так что в конечном счете получают-ся две отдельные пептидные цепи, соединенные дисульфидными мостиками (рис. 405).

Глюкагон, выделяемый α -клетками островков поджелудочной железы, представляет собой пептид, состоящий из 29 аминокислот. *Секретин* — гормон, образующийся в слизистой двенадцатиперстной кишки, построен из 27 аминокислот, из которых 16 образуют такую же последовательность, как и в глюкагоне.

Адренокортикотропный гормон (АКТГ), секретируемый передней долей гипофиза, содержит в своей единственной пептидной цепи 39 аминокислот, из которых 10 образуют последовательность, сходную с частью цепи интермедина. АКТГ синтезируется быстро, почти не накапливается в гипофизе и быстро уда-

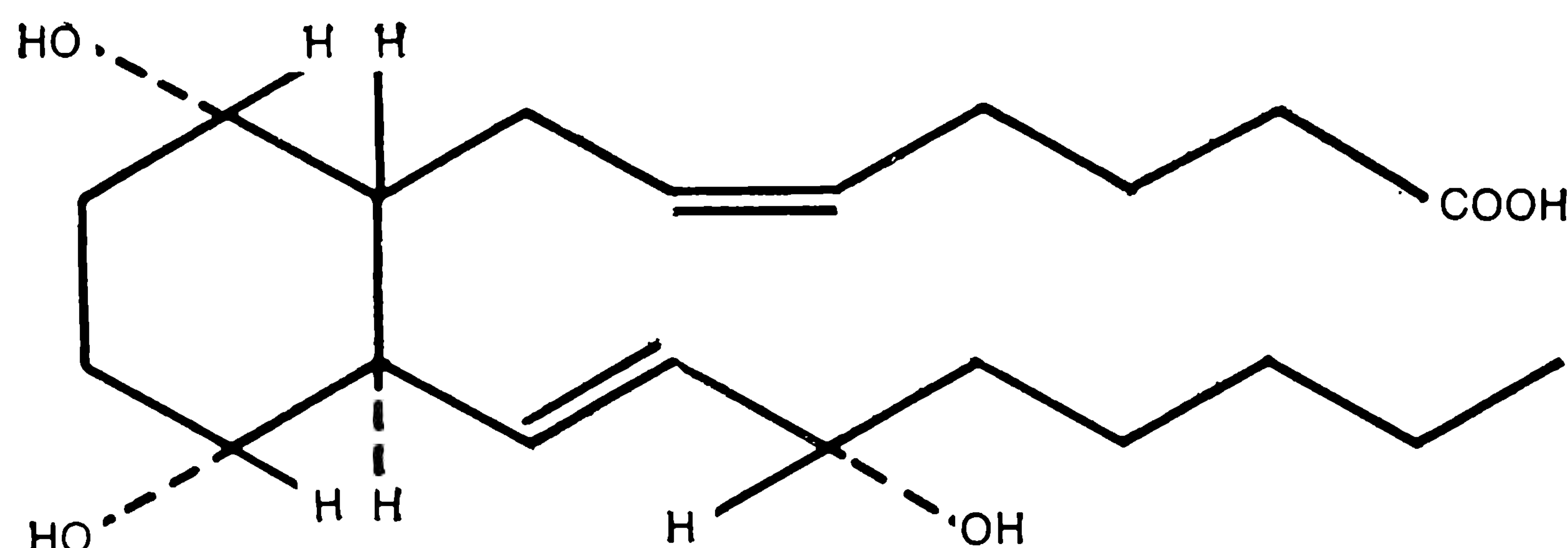
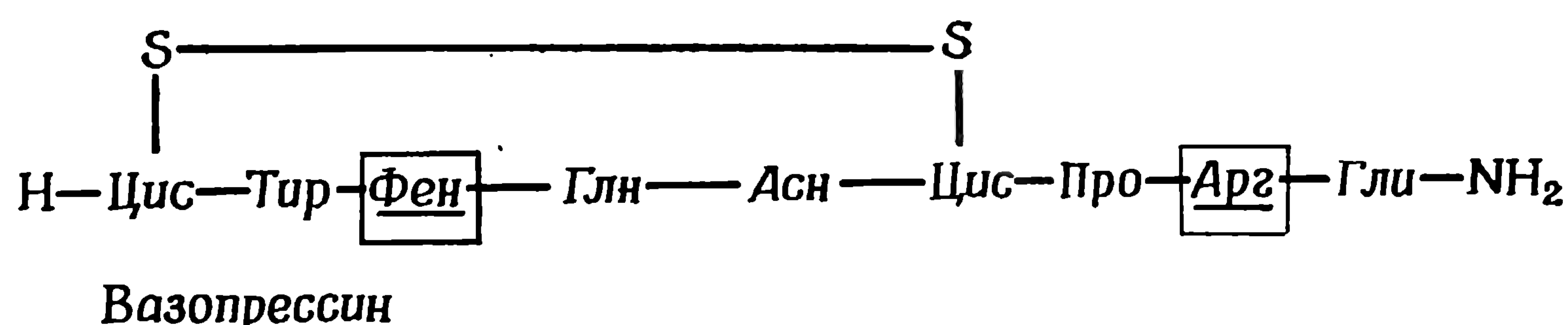
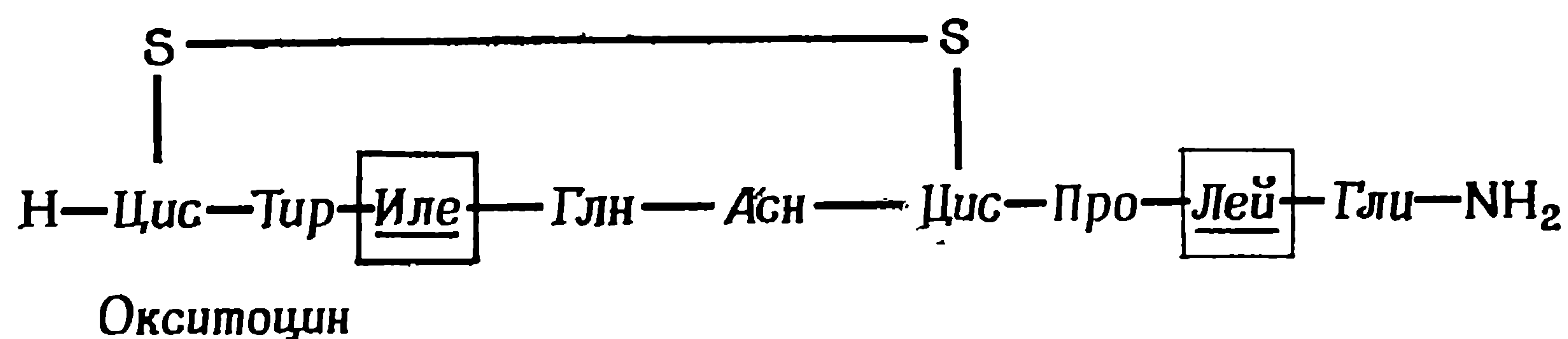
Рис. 403. Строение одного из простагландинов — простагладина $F_{2\alpha}$.

Рис. 404. Строение окситоцина и вазопрессина (антидиуретического гормона).

Обратите внимание, что пептидные цепи этих двух гормонов различаются только по двум аминокислотам.

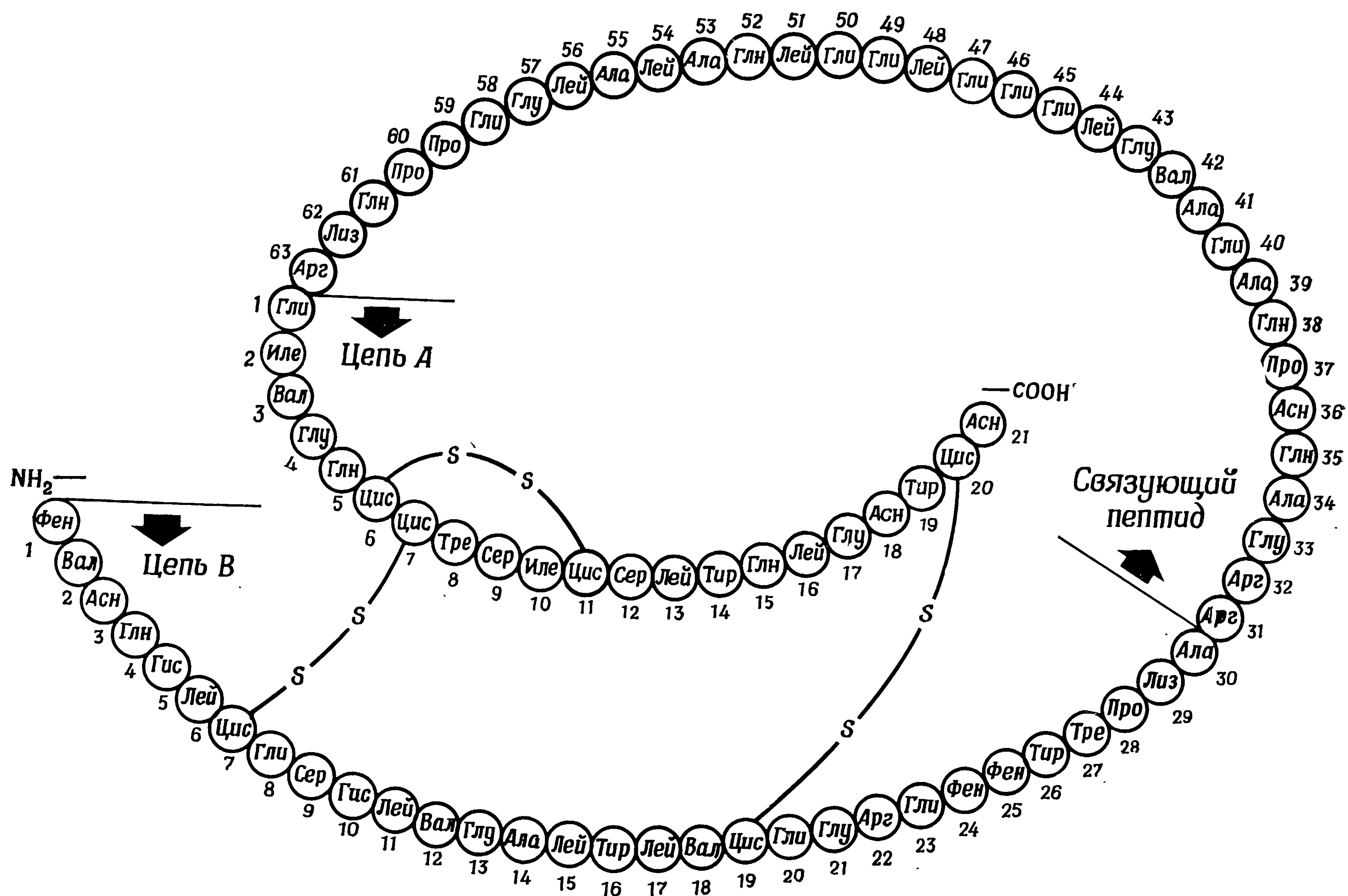


Рис. 405. Схема строения молекулы проинсулина и превращения его в инсулин.

Молекула проинсулина, состоящая из одной непрерывной полипептидной цепи, превращается в инсулин, состоящий из двух пептидных цепей, в результате образования трех дисульфидных мостиков и удаления отрезка пептидной цепи, соединявшего пептиды А и В.

ляется из крови. Его период *полужизни* (время, за которое из плазмы крови элиминировается половина содержащегося в ней гормона) составляет не более 20 мин. АКТГ стимулирует рост коры надпочечников и выделение ею гормонов.

У *гормона паращитовидных желез*, который участвует в регулировании обмена кальция, пептидная цепь еще длиннее: она состоит из 84 аминокислот. Функциональным антагонистом этого гормона является кальцитонин, выделяемый *ульtimoбранхиальными тельцами*, лежащими внутри щитовидной железы. Молекула его состоит из пептидной цепи, содержащей 32 аминокислоты; в результате соединения двух остатков цистеина дисульфидным мостиком часть этой цепи образует 23-членное кольцо.

Белки. Тиреотропный гормон, гонадотропные гормоны и гормон роста, выделяемые передней долей гипофиза, представляют собой

настоящие белки с молекулярной массой 25 000 и более. *Гормоны роста* разных млекопитающих существенно различаются по молекулярной массе (у человека и других приматов она равна примерно 25 000, а у барана и быка — около 45 000 или 48 000). Гормон роста человека состоит из 188 аминокислот, образующих одну цепь. В гипофизе человека гормон роста может составлять по массе до 10% всего сухого вещества. Интересно, что у человека в возрасте 80 лет гипофиз содержит примерно столько же гормонов роста, сколько его имеется в гипофизе интенсивно растущего ребенка. Поступив в плазму крови, гормон роста быстро расщепляется: период его полужизни составляет около 25 мин.

Тиреотропный гормон — гликопротеид с основными свойствами и молекулярной массой около 25 000. Он содержит несколько различных углеводов: N-ацетилгалактозамин, маннозу и фукозу.

Гликопротеидами являются и два гонадотропных гормона передней доли гипофиза — *фолликулостимулирующий гормон* (ФСГ) и *лютеинизирующий гормон* (ЛГ). Первый из них имеет молекулярную массу около 31 000 и содержит примерно 8% углеводов, в том числе *сиаловую кислоту*; он теряет свою биологическую активность, если расщепить сиаловую кислоту с помощью фермента *нейраминидазы* или удалить другие углеводные компоненты путем обработки амилазой. Лютеинизирующий гормон — белок с молекулой несколько меньшей величины (молекулярная масса около 26 000); содержание углеводов в нем у разных видов

различно — от 4,5% у человека до 11% у овцы. Третий гонадотропный гормон, называемый *лютеотропным* (ЛТГ) или *пролактином*, представляет собой белок с молекулярной массой около 25 000, единственная пептидная цепь которого состоит из 205 аминокислот.

Стероиды. Кора надпочечников, семенники и яичники выделяют стероиды. Эти гормоны, синтезируемые из холестерина, состоят из 21, 19 или 18 атомов углерода, которые образуют четыре соединенных между собой кольца — три шестичленных и одно пятичленное. Интересно, что главный женский половой гормон, *эстрадиол*, молекула которого состоит из 18 атомов

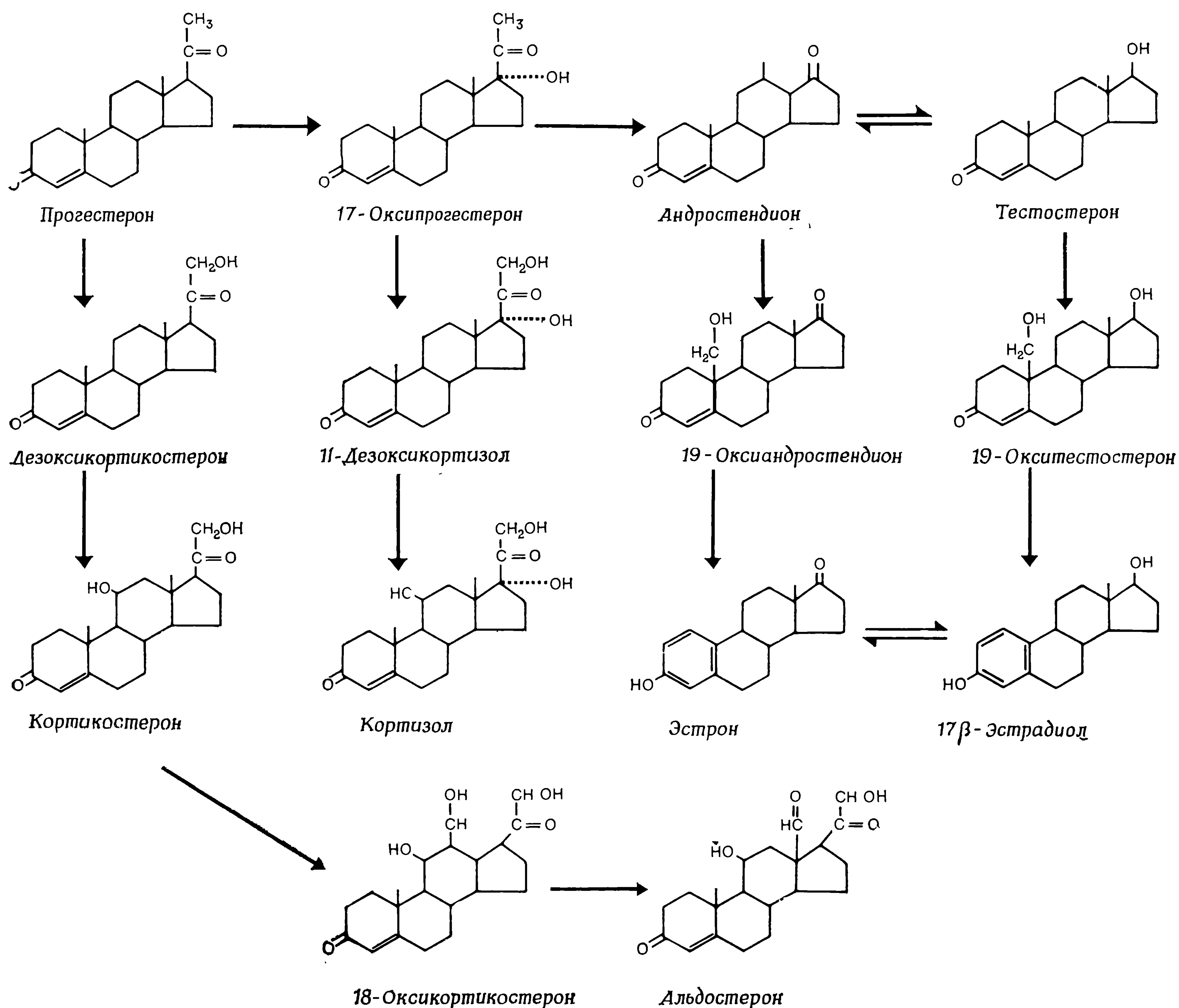


Рис. 406. Возможные пути образования андрогенов, эстрогенов и кортикостероидов из прогестерона.

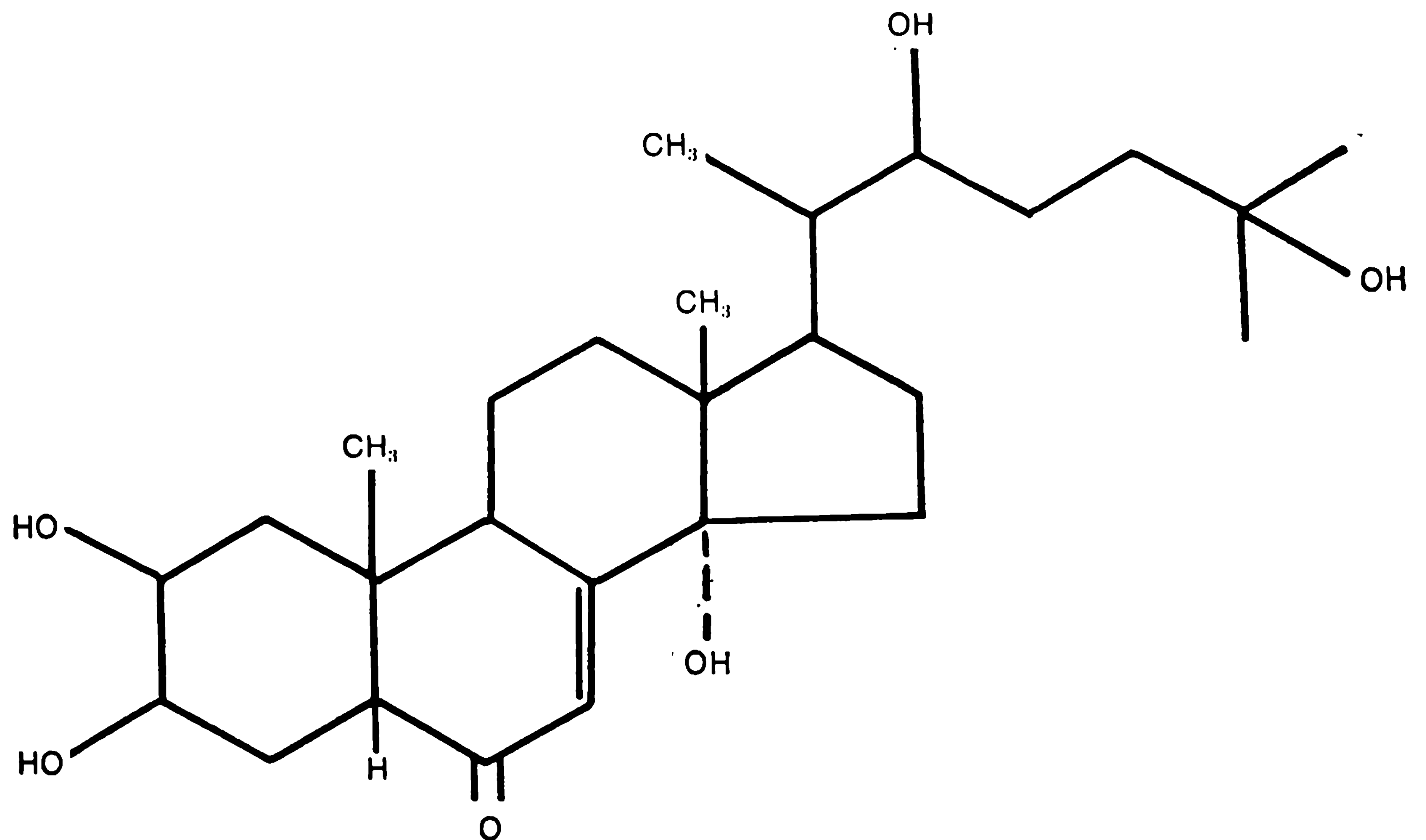


Рис. 407. Экдизон — гормон линьки насекомых.

углерода, образуется из мужского полового гормона тестостерона с 19 атомами углерода (рис. 406); тестостерон в свою очередь синтезируется из второго женского полового гормона, прогестерона, состоящего из 21 углеродного атома. В коре надпочечников прогестерон служит также предшественником в синтезе глюкокортикоидов и минералокортикоидов. Глюкокортикоиды, к которым относятся, например, кортизол, стимулируют превращение белков в углеводы, а *минералокортикоиды*, например альдостерон, регулируют обмен натрия и калия. Как у мужчин, так и у женщин кора надпочечников вырабатывает еще гидроэпиандростерон и адреностерон — 19-углеродные стероиды, обладающие слабой активностью мужских половых гормонов, — а также небольшое количество весьма активного мужского полового гормона *тестостерона*.

Как выяснилось, к стероидам относится и *экдизон* — гормон, вызывающий линьку у насекомых; он состоит из 27 атомов углерода, образующих четыре кольца и хвост, как в молекуле холестерина (рис. 407). Холестерин синтезируется при участии ферментов путем соединения 5-углеродных *изопреноидных* единиц. В результате соединения шести таких единиц получается ланостерин (30 атомов углерода); затем происходит ферментативное отщепление трех метильных групп, и образуется холестерин (27 атомов углерода). Насекомые синтези-

руют экдизон из холестерина, однако синтезировать холестерин они не могут и поэтому должны получать его с пищей.

Гиббереллины. К этой последней группе веществ, обладающих гормональной активностью, относятся некоторые ростовые гормоны растений. При изучении одной болезни риса, которая вызывает чрезмерное удлинение стебля, было установлено, что возбудитель этой болезни — гриб *Gibberella fujikuroi* — выделяет активное вещество, которое назвали *гиббереллином*. Сейчас известно не менее 9 различных гиббереллинов, и все они оказались нормальными компонентами зеленых растений. Молекулы гиббереллинов состоят из двух шестичленных углеродных колец, очень сложным образом

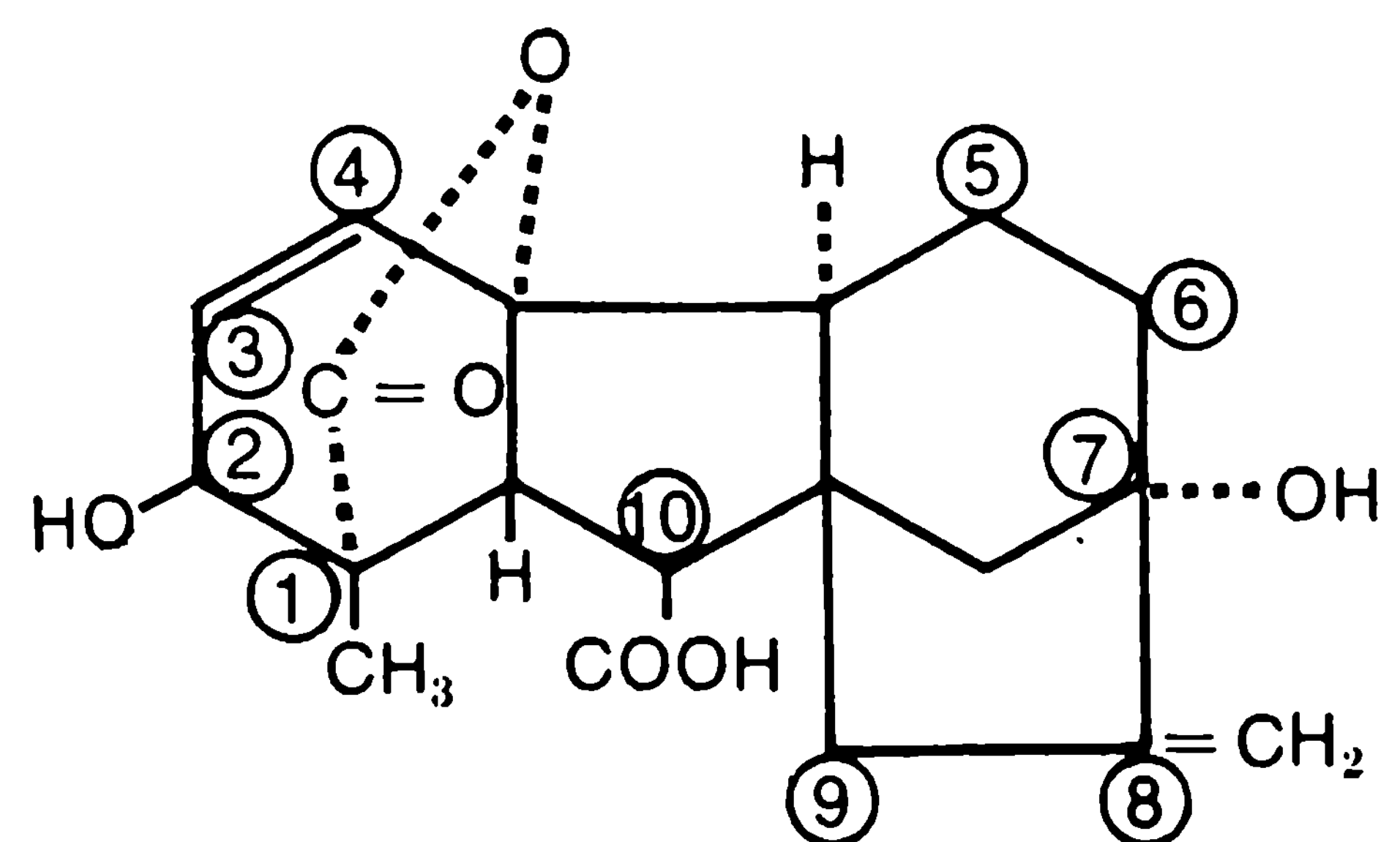


Рис. 408. Строение одного из гиббереллинов — растительных гормонов, обладающих сильным стимулирующим действием на рост (указана принятая нумерация углеродных атомов в молекуле).

соединенных с двумя пятичленными углеродными кольцами (рис. 408). Подобно стероидам, они синтезируются из изопреноидных единиц с образованием в качестве промежуточных продуктов *дитерпенов* — соединений с 20 атомами углерода. Стимулирующее рост действие гиббереллинов было весьма наглядно продемонстрировано в экспериментах с низкорослой линией гороха, в которых удалось получить нормальный рост у растений при помощи гиббереллина, выделенного из нормальных высоких растений.

281. ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ ЧЕЛОВЕКА

Расположение эндокринных желез в теле человека показано на рис. 409. Данные об источниках и основном физиологическом действии важнейших гормонов человека сведены в табл. 16.

Щитовидная железа находится на шее, она состоит из двух долей, соединенных узким перешейком, расположенным впереди трахеи, под самой гортанью. Эта железа построена из групп кубических эпителиальных клеток, образующих фолликулы — полые пузырьки со стенками толщиной в одну клетку. Полость пузырька содержит выделяемое этими клетками студенистое вещество — так называемый коллоид (рис. 410, А).

Паращитовидные железы представляют собой четыре комочка ткани величиной с небольшую горошину, которые прикреплены к щитовидной железе или погружены в ее ткань. Клетки этих желез образуют компактную массу, совсем не похожую на фолликулы щитовидной железы (рис. 410, В).

Среди ацинарных клеток поджелудочной железы, выделяющих пищеварительные ферменты, разбросано около миллиона или даже больше отдельных участков эндокринной ткани, называемых *островками Лангерганса*. Эти островки содержат клетки двух типов, легко различимых на гистологических срезах; β -клетки секретируют инсулин, а α -клетки — глюкагон (рис. 410, Б).

Над верхними концами обеих почек лежит по одному *надпочечнику*; каждый из них представляет собой сочетание двух совершенно самостоятельных эндокринных тканей: *мозгового вещества*, секретирующего адреналин и норадреналин, и *коры*, которая вырабатывает различные стероидные гормоны (кортикостероиды). Эти две части надпочечника имеют различное эмбриональное происхождение и различную клеточную структуру. У некоторых низших позвоночных клетки, соответствующие

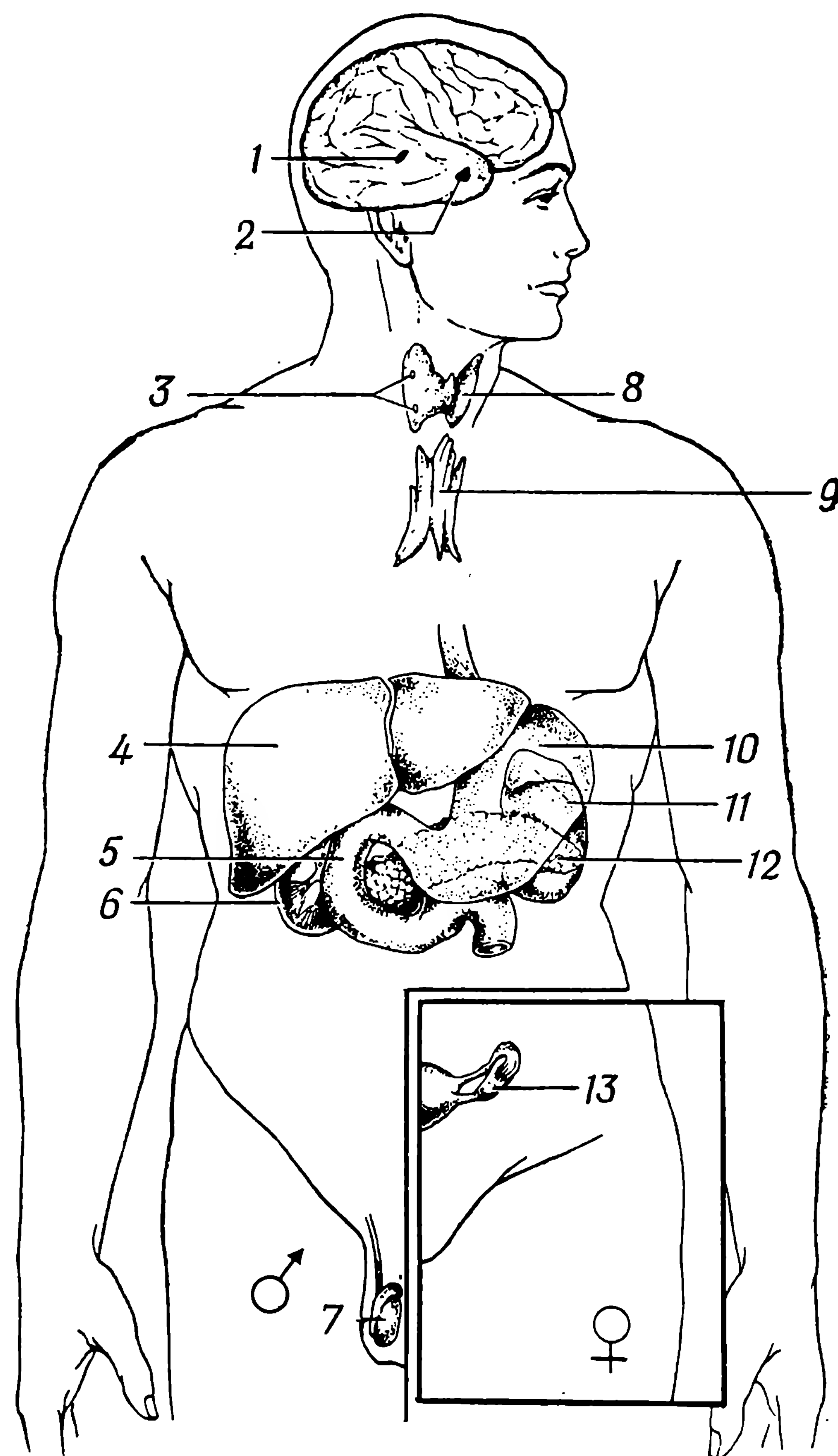


Рис. 409. Схема расположения желез внутренней секреции у человека.

1 — эпифиз; 2 — гипофиз; 3 — паращитовидные железы; 4 — печень; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — корковое вещество почки; 7 — семенник; 8 — щитовидная железа; 9 — зубная железа; 10 — желудок; 11 — надпочечник; 12 — поджелудочная железа; 13 — яичник.

мозговому веществу и коре, анатомически разобщены. Мозговое вещество образуется из той же эмбриональной ткани, что и нервная система, и клетки его выглядят как видоизмененные нервные клетки. Когда человек или животное испытывает страх или гнев (ярость), мозговое вещество надпочечников выделяет в кровь большое количество адреналина. Этот гормон вызывает ряд физиологических сдвигов, особенно важных для организма в критических ситуациях: кровяное давление повышается, сердце начинает биться чаще; возрастает содержание глюкозы в крови, селезенка сжимается и выталкивает в сосудистую систему резервную кровь, свертывание крови ускоряется; происходит расширение зрачков; мышцы, поднимающие

ТАБЛИЦА 16
Гормоны позвоночных и их физиологическое действие

Гормон	Источник	Физиологическое действие
Тироксин Гормон паращитовидных желез Кальцитонин Инсулин	Щитовидная железа Паращитовидные железы Ультимобранхиальные тельца Бета-клетки островков поджелудочной железы	Повышает интенсивность основного обмена Регулирует обмен кальция и фосфора Увеличивает использование глюкозы мышечными и другими клетками; понижает концентрацию сахара в крови; увеличивает запасы гликогена; стимулирует обмен глюкозы
Глюкагон	Альфа-клетки островков поджелудочной железы	Стимулирует превращение гликогена печени в глюкозу крови
Секретин	Слизистая двенадцатиперстной кишки	Стимулирует выделение панкреатического сока
Холецистокинин	То же	Стимулирует выход желчи из желчного пузыря
Адреналин	Мозговое вещество надпочечников	Усиливает действие симпатических нервов; стимулирует расщепление глюкозы печени и мышц
Норадреналин Кортизол	То же Корковое вещество надпочечников	Вызывает сужение кровеносных сосудов Стимулирует превращение белков в углеводы
Альдостерон Дегидроэпиандростерон	То же «	Регулирует обмен натрия и калия Андроген; стимулирует развитие мужских половых признаков
Гормон роста	Передняя доля гипофиза	Регулирует рост костей и общий рост тела; действует на белковый, жировой и углеводный обмен
Тиреотропный гормон	То же	Стимулирует рост щитовидной железы и образование тироксина
Адренокортикотропный гормон (АКТГ)	»	Стимулирует рост коры надпочечников и образование в ней гормонов
Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ)	»	Стимулирует рост фолликулов (граафовых пузырьков) в яичниках и семявыносящих канальцев в семенниках
Лютеинизирующий гормон (ЛГ)	»	Регулирует образование и выделение эстрогенов и прогестерона яичником и тестостерона семенниками
Пролактин	То же	Поддерживает секрецию эстрогенов и прогестерона яичниками; стимулирует образование молока в молочных железах; регулирует «материнский инстинкт»
Окситоцин	Гипоталамус (через заднюю долю гипофиза)	Стимулирует сокращение мышц матки и секрецию молока
Вазопрессин	То же	Стимулирует сокращение гладких мышц; оказывает антидиуретическое действие на почечные канальцы
Интермедин	Промежуточная доля гипофиза	Стимулирует распределение пигмента в хроматофорах
Тестостерон	Интерстициальные клетки семенников	Андроген; стимулирует развитие и сохранение мужских половых признаков
Эстрадиол	Клетки, выстилающие фолликулы яичника	Эстроген; стимулирует развитие и сохранение женских половых признаков
Прогестерон	Желтое тело яичника	Действует совместно с эстрадиолом, регулируя эстральные и менструальные циклы
Хорионический гонадотропин	Плацента	Способствует вместе с другим гормонами сохранению беременности
Плацентарный лактоген	Плацента	В некоторых отношениях сходен по своему действию с пролактином и с гормоном роста
Релаксин	Яичник и плацента	Расслабляет тазовые связки

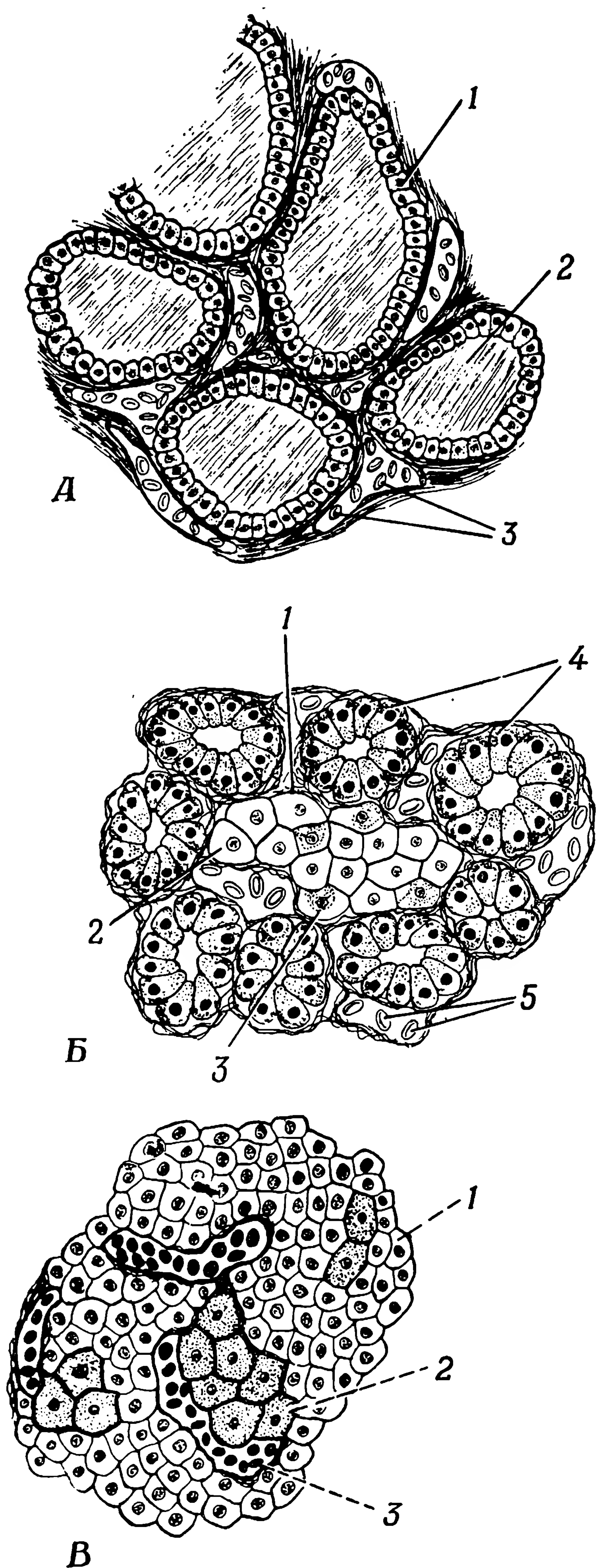


Рис. 410. Схема микроскопического строения.

А. Щитовидной железы: 1 — фолликулярный эпителий; 2 — коллоид; 3 — эритроциты. Б. Островков Лангерганса: 1 — островки; 2 — бета-клетки; 3 — альфа-клетки; 4 — ацинусы поджелудочной железы; 5 — эритроциты. В. Паращитовидной железы: 1 — главные клетки; 2 — оксифильные клетки; 3 — эритроциты.

волосы, сокращаются, что увеличивает у животных толщину защитного шерстного покрова, а у человека вызывает появление «гусиной кожи».

Гипофиз (называемый также нижним мозговым придатком или питуитарной железой) ле-

жит в небольшом углублении на дне полости черепа, под самым гипоталамусом. Это железа величиной примерно с горошину, состоящая из двух долей. Ее передняя доля закладывается как вырост крыши ротовой полости, а задняя растет вниз от нижней стороны головного мозга. Когда обе части встречаются, передняя доля частично обрастает заднюю. Передняя доля утрачивает связь с ротовой полостью, задняя же сохраняет связь с гипоталамусом. Определенные клетки гипоталамуса выделяют особые вещества — *релизинг-факторы*, стимулирующие секрецию того или иного гормона передней доли гипофиза. Первым из них был химически охарактеризован фактор, стимулирующий секрецию тиреотропного гормона; он оказался трипептидом — пироглутамилгистидилпролил-амидом.

Передняя доля гипофиза содержит клетки по меньшей мере пяти различных типов, которые различаются по своей форме, величине, окрашиваемости (на гистологических препаратах) и характеру цитоплазматических гранул. Вероятно, клетки каждого типа вырабатывают особый гормон. Установлено, что гормон роста секретируют округлые клетки, цитоплазма которых набита плотными почти сферическими ацидофильными гранулами; удалось выделить эти клетки и показать, что в них содержится большое количество гормона роста. Клетки, вырабатывающие пролактин, интенсивно окрашиваются кармином; гранулы в них крупнее и имеют более эллиптическую форму, чем в клетках, секретирующих гормон роста.

В семеннике, между семенными канальцами, образующими сперму, находятся *интерстициальные*, или *межуточные*, клетки (рис. 411), которые вырабатывают и выделяют мужские половые гормоны — *андрогены*, в частности *тестостерон*. Если семенники («яички») не спускаются в мошонку, а остаются в брюшной полости, то семенные канальцы в них дегенерируют и мужчина оказывается совершенно бесплодным; интерстициальные же клетки у него нормальные и секретируют нормальное количество тестостерона. Семеобразующие клетки очень чувствительны к теплу, и в мошонке, где температура примерно на 3°C ниже, чем в брюшной полости, имеются подходящие условия для сперматогенеза.

В яичнике стероидные половые гормоны секретируют клетки, выстилающие полость яйцевого фолликула, и желтое тело, образующееся из этих клеток после овуляции. Яичники секретируют женские половые гормоны двух типов — *эстрогены* (к которым относится, например, *эстрадиол*) и *прогестерон*.

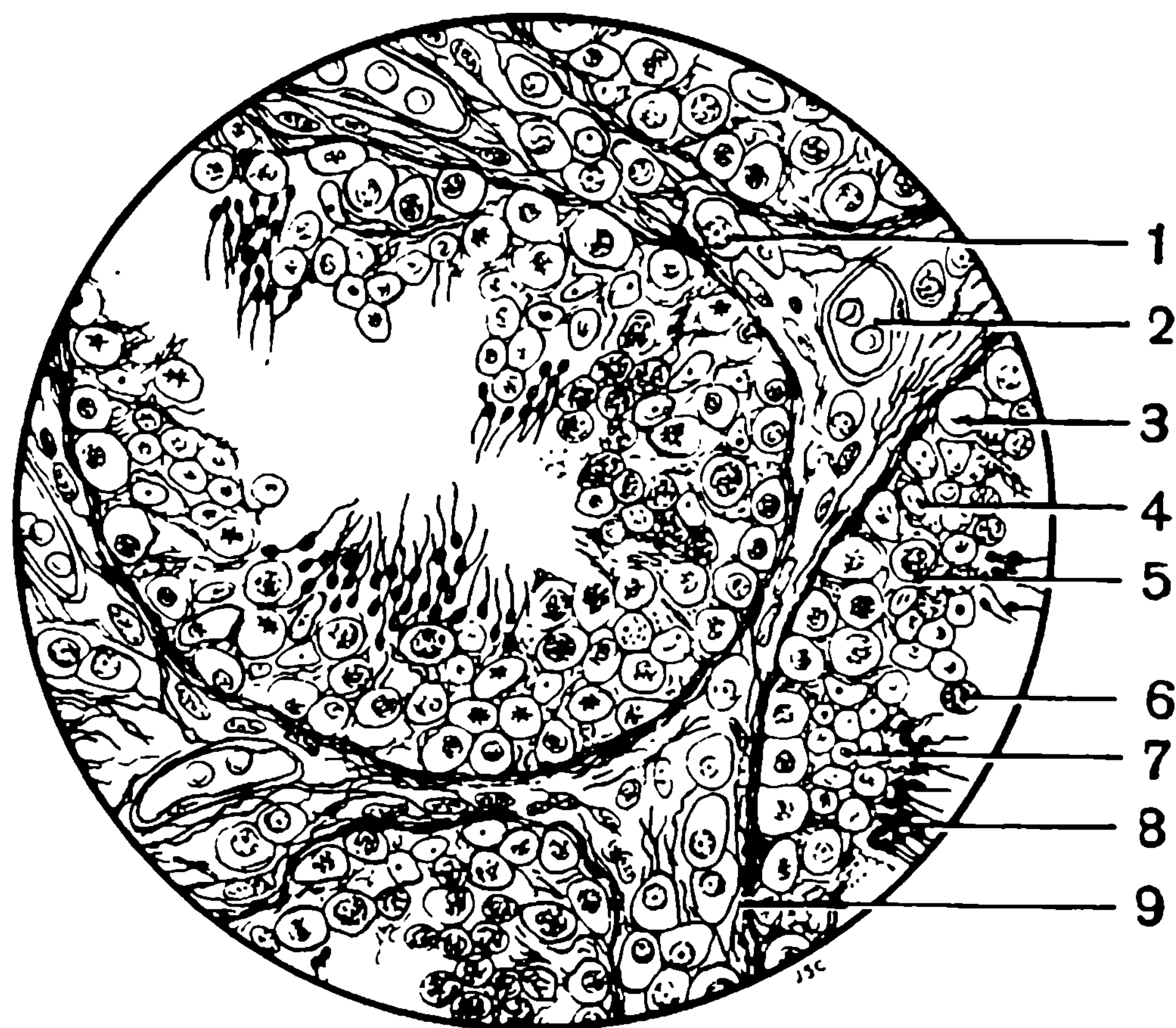


Рис. 411. Срез ткани семенника человека.

Видны участки нескольких семенных канальцев, содержащих клетки на различных стадиях сперматогенеза. Между канальцами находятся интерстициальные клетки, которые вырабатывают и секретируют тестостерон. 1 — интерстициальная клетка; 2 — кровеносный сосуд; 3 — сперматогоний; 4 — клетка Сертоли; 5 — сперматоцит первого порядка; 6 — сперматоцит второго порядка; 7 — сперматиды; 8 — сперматозоиды; 9 — базальная мембрана.

Эпифиз (или шишковидная железа) — небольшое круглое образование, лежащее над таламусом, между большими полушариями, — развивается в эмбриогенезе как вырост головного мозга. Эпифиз выделяет *мелатонин* — метоксииндол, синтезируемый из триптофана; последний превращается сначала в 5-окситриптамиин (серотонин) (рис. 412). Аминогруппа серотонина подвергается ацетилированию, после чего к 5-оксигруппе присоединяется метильная группа. Последнюю реакцию катализирует *индол-О-метилтрансфераза* — фермент, имеющийся только в эпифизе. Активность этого фермента повышается под влиянием норадреналина, выделяемого окончаниями симпатических нервов, идущих к эпифизу от одного из шейных симпатических ганглиев. Свет, падающий на сетчатку глаза, усиливает выработку мелатонина эпифизом, так как от зрительного нерва через срединную область переднего мозга к симпатической нервной системе идет небольшой нерв, называемый *нижним добавочным зрительным трактом*. Секреция эпифиза тормозит функции яичников — либо непосредственно, либо воздействуя на гипофиз. У слепых от рождения девочек половое созревание наступает раньше обычного срока, по-видимому из-за отсутствия тормозящего влияния мелатонина на функцию яичников.

Плацента служит прежде всего для прикрепления и питания развивающегося плода, но, кроме того, она обладает и эндокринной функцией. Она выделяет стероидные гормоны эстра-

диол и прогестерон и два белковых гормона: *хорионический гонадотропин*, во многих отношениях сходный с лютеинизирующим гормоном гипофиза, и *плацентарный лактоген*, который сходен по своим свойствам отчасти с гормоном роста, а отчасти с пролактином. Во время беременности образуются большие количества хорионического гонадотропина, и избыток его поступает в мочу; на этом основан один из классических методов ранней диагностики беременности: вытяжка из мочи беременной женщины вызывает характерные изменения в яичниках подопытного животного — крольчихи или крысы, а также стимулирует образование спермы у самца лягушки или жабы. Эта проба позволяет диагностировать беременность на ранних сроках. В настоящее время биологические пробы в значительной мере вытеснены гораздо более чувствительными иммунологическими пробами на хорионический гонадотропин, при помощи которых можно определить беременность уже через несколько дней после имплантации яйца в стенку матки. Плацента вырабатывает также большие количества стероидных гормонов, особенно в последние 1—2 мес беременности, когда она выделяет около 250 мг прогестерона и 30 мг эстрогена в сутки. У некоторых животных, например у кролика, плацента выделяет еще один белковый гормон, *релаксин*, вырабатываемый также яичником. Этот гормон вызывает расслабление связок таза перед самыми родами, облегчая тем самым рождение детенышей. Релаксин оказывает действие лишь после того, как соединительная ткань лонного сращения сенсibilизирована эстрадиолом.

В слизистой желудочно-кишечного тракта образуются гормоны, стимулирующие или тормозящие секрецию пищеварительных соков: клетки пилорической области желудка секретируют *гастрин*, а клетки двенадцатиперстной кишки — *секретин*, *холецистокинин* и *энтерогастрон*.

«**Органы-мишени**». У человека и других позвоночных все гормоны, вырабатываемые эндокринными железами (за возможным исключением простагландинов), выделяются в кровяное русло, и кровь доставляет их во все части тела. Некоторые гормоны, например тироксин или гормон роста, влияют на обмен веществ во всех клетках тела: каждая клетка реагирует на присутствие гормона, а в его отсутствие состояние метаболизма в ней изменяется. Однако большинство гормонов воздействует лишь на определенные клетки, хотя кровь и разносит их по всему организму. Например, на циркулирующий в крови секретин реагирует только поджелудочная железа. Орган, реагирующий

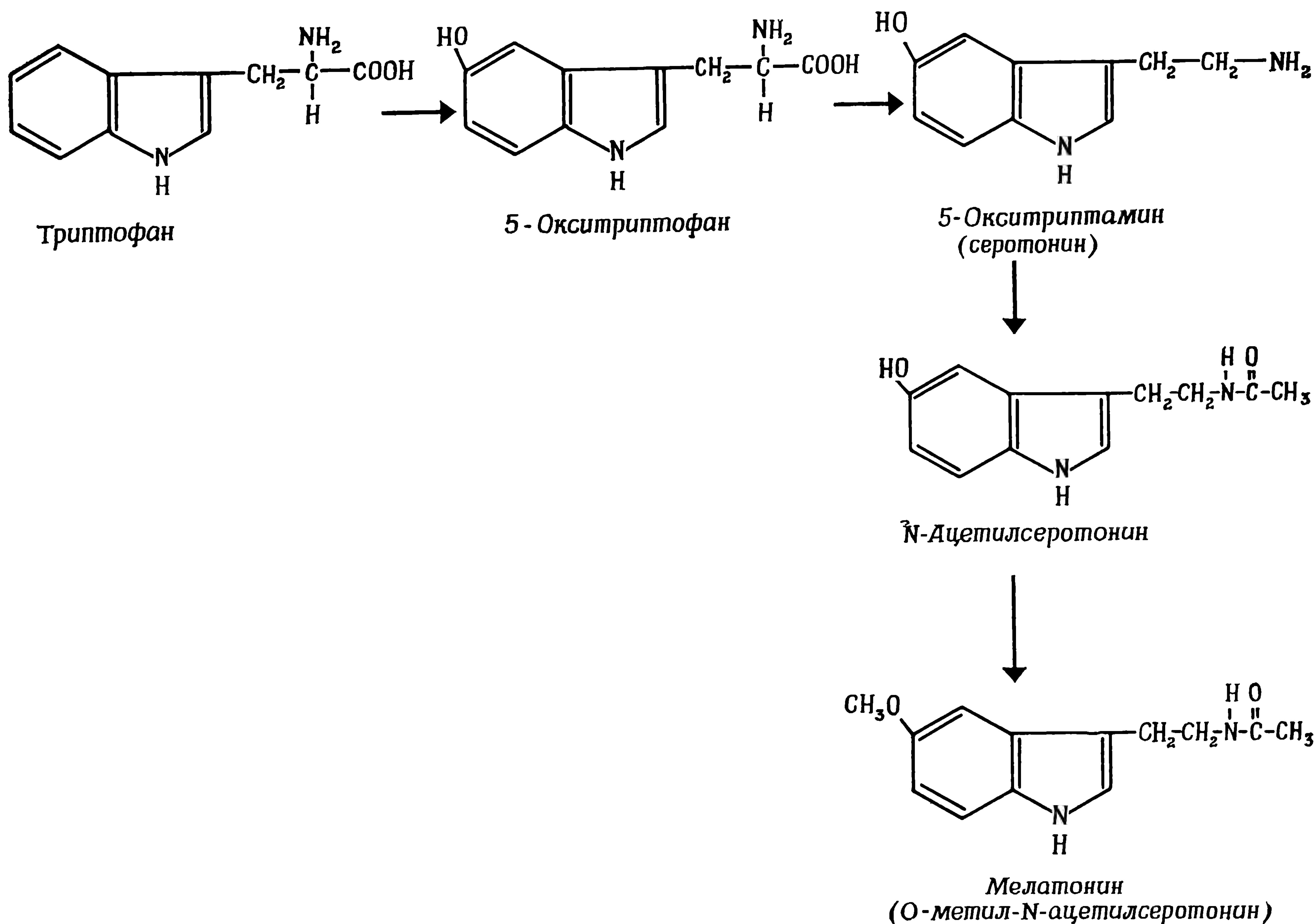


Рис. 412. Синтез мелатонина из триптофана.

на данный гормон, называют «органом-мишенью» этого гормона. Для тиреотропного гормона органом-мишенью является щитовидная железа, для фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов гипофиза — яичник или семенник. Такие гормоны, как эстрадиол, оказывают выраженное действие на свои главные органы-мишени — матку, влагалище и молочные железы, в меньшей степени влияют на другие признаки, например на голос, распределение волос на теле и т. д., и еще слабее — на остальные признаки и ткани.

В настоящее время выяснено, что способность той или иной ткани реагировать на эстрадиол обусловлена наличием в ней белка, специфически связывающего этот гормон. Матка, влагалище, гипофиз и гипоталамус содержат такой белок и поэтому могут поглощать эстрадиол из крови и накапливать его в относительно высокой концентрации. Предполагается, что этот белок участвует в переносе эстрадиола из

внеклеточной среды в ядро клетки, где гормон оказывает свое действие. По некоторым данным, в яйцевом ядре имеется подобного же рода специфический белковый рецептор для прогестерона, а в предстательной железе — для тестостерона. Специфичность действия пептидных и белковых гормонов также определяется свойствами реагирующих на них клеток, хотя механизм этой специфичности, возможно, не связан с молекулой-рецептором.

В результате процесса клеточной дифференцировки (о котором известно очень немного — см. разд. 367) только некоторые, определенные клетки приобретают способность реагировать на тот или иной гормон; точно так же только некоторые, определенные клетки становятся способными выделять этот гормон. Таким образом, для создания эффективной системы химической координации нужно, чтобы как *секретирующие*, так и *реагирующие* клетки проявили свои специфические потенции. Поразительно ярким

примером служит наследственная аномалия человека, называемая «тестикулярной феминизацией». Индивидуумы с этой аномалией имеют мужской генотип (XY), и у них вырабатываются нормальные для мужчин количества тестостерона, но фенотип у них женский, с типичным для женщин развитием грудных желез и наружных половых органов. Влагалище представляет собой короткий слепой карман, остальные внутренние половые органы сильно недоразвиты или совсем отсутствуют, а половые железы представляют собой типичные семенники, не спустившиеся в мошонку. После полового созревания эти индивидуумы приобретают характерные женские пропорции тела, голос и общий габитус. По какой-то еще не ясной причине клетки этих людей неспособны реагировать на андрогены (вероятно, они лишены специфических белковых рецепторов для этих гормонов), и развитие организма частично идет по женскому пути под влиянием эстрогенов, выделяемых семенниками и надпочечниками.

282. ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ КАК ПРОСТЫЕ ПЕРЕДАТЧИКИ ИНФОРМАЦИИ

Вероятно, проще всего представить себе гормон как «переносчика информации»; таким переносчиком служит, например, секретин (рис. 413). Кислый химус, поступающий в двенадцатиперстную кишку, побуждает клетки ее

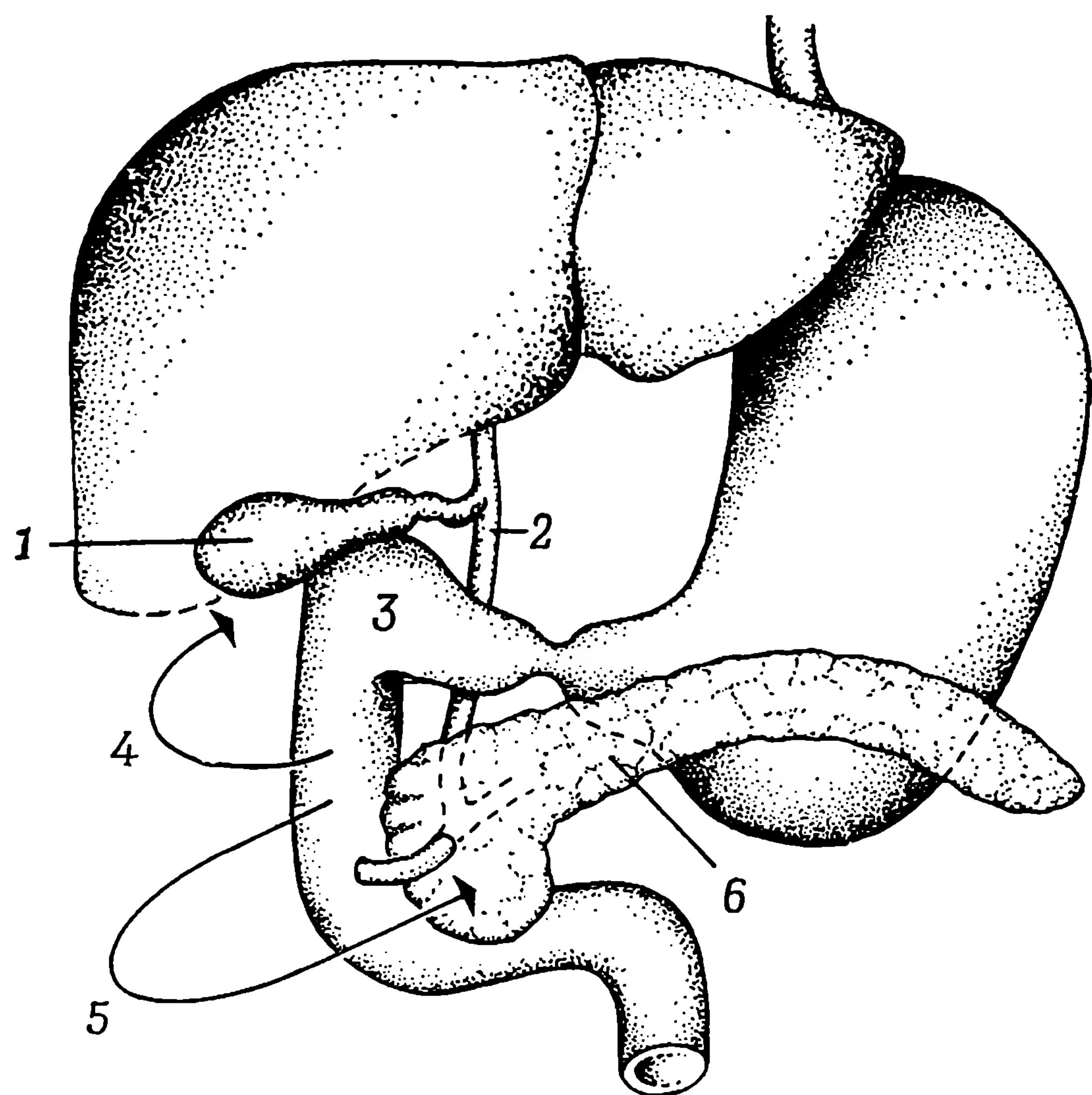


Рис. 413. Регулирование выделения панкреатического сока секретинном и желчи холецистокинином.

Эти гормоны секретируются выстилкой верхней части двенадцатиперстной кишки при раздражении ее клеток кислым химусом, находящимся в просвете кишки. 1 — желчный пузырь сокращается; 2 — желчный проток; 3 — кислый химус; 4 — холецистокинин; 5 — секретин; 6 — поджелудочная железа выделяет большое количество секрета.

надцатиперстную кишку, побуждает клетки ее слизистой выделять секретин, который разносится кровью по всему телу. Специфическое расположение 27 аминокислот в этом пептиде остается «непонятным» для всех клеток тела, за исключением ацинарных клеток поджелудочной железы, для которых оно означает приказ секретировать ферменты. Клетки слизистой двенадцатиперстной кишки продолжают выделять секретин до тех пор, пока на нее воздействует кислый химус. Они выделяют также холецистокинин, который тоже выполняет функцию переносчика информации. Этот гормон действует на желчный пузырь, заставляя его сокращаться и выдавливать из себя желчь, которая поступает по желчному протоку в двенадцатиперстную кишку и участвует в нейтрализации ее содержимого. Выполнив эту роль, желчь тем самым выключает стимул для секреции обоих гормонов.

283. ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ КАК РЕГУЛЯТОРЫ-ОГРАНИЧИТЕЛИ

В эндокринном механизме второго, несколько более сложного типа участвуют два гормона, которые определяют верхнюю и нижнюю границы какого-либо физиологического показателя. Рассмотрим в качестве примера регулирование концентрации глюкозы в крови гормонами инсулином и глюкагоном (рис. 414). После приема пищи, богатой углеводами, или после инъекции глюкозы содержание глюкозы в крови возрастает (1). Часть глюкозы поступает в печень и превращается там в резервный гликоген, но повышение концентрации сахара в крови служит сигналом для секреции инсулина (2). Повышение содержания инсулина в крови можно обнаружить уже спустя 2 мин после экспериментально вызванного повышения уровня глюкозы. Главный эффект инсулина состоит в резком повышении переноса глюкозы в клетки скелетных мышц и жировой ткани; в результате уровень глюкозы в крови снижается (3). Секреция глюкагона α -клетками поджелудочной железы также регулируется содержанием глюкозы в крови, но высокие концентрации глюкозы, напротив, тормозят ее, а низкие стимулируют. Поэтому, когда концентрация глюкозы падает ниже оптимального уровня (4), начинается секреция глюкагона (5). Глюкагон, активируя *гликогенфосфорилазную* систему печени, ускоряет превращение гликогена в глюкозо-1-фосфат, который в свою очередь превращается в глюкозо-6-фосфат, а затем в свободную глюкозу. Выделяя эту глюкозу, печень

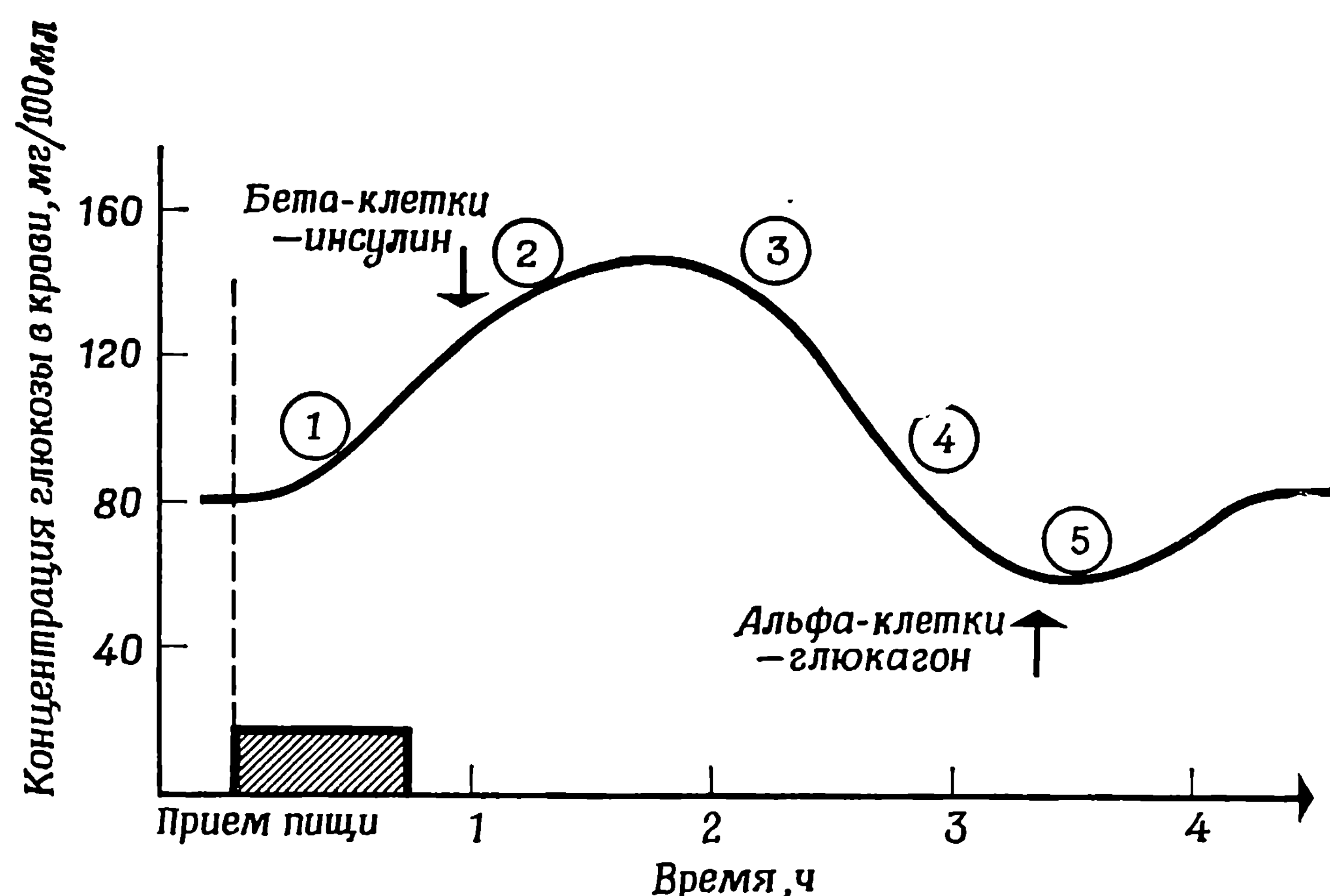


Рис. 414. Регулирование концентрации глюкозы в крови двумя гормонами с противоположным действием — инсулином и глюкагоном.

возвращает уровень глюкозы в крови к норме. Этот второй механизм определяет нижнюю границу концентрации глюкозы в крови.

Поджелудочная железа непрерывно «следит» за содержанием глюкозы в проходящей через нее крови и выделяет по мере надобности либо инсулин, либо глюкагон. Повышенная концентрация глюкозы в крови служит стимулом для одной из двух систем-антагонистов — для β -клеток островков поджелудочной железы, секретирующих инсулин и таким образом снижающих уровень сахара до нормы; пониженная концентрация глюкозы стимулирует другую систему — α -клетки, выделяющие глюкагон и таким образом повышающие уровень сахара до нормы.

Еще одним примером системы регуляторов-ограничителей служит механизм регулирования концентрации кальция в крови. Здесь действуют гормон паращитовидных желез и кальцитонин, первый из которых повышает, а второй понижает концентрацию кальция. Гормон паращитовидных желез вызывает переход кальция в кровь из костей и зубов. Он выделяется в ответ на снижение содержания кальция в крови и вызывает растворение минерального вещества кости, так что кальций (и фосфат) поступают в кровь. В ответ на чрезмерное повышение содержания кальция в крови *ульtimoобразные тельца*, погруженные в ткань щитовидной железы, выделяют *кальцитонин* и стимулируют отложение фосфорнокислого кальция в костях. Таким образом, кальцитонин контролирует верхний предел концентрации кальция, а гормон паращитовидных желез — ее нижний предел.

284. ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ОБРАТНЫЕ СВЯЗИ В ЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЕ

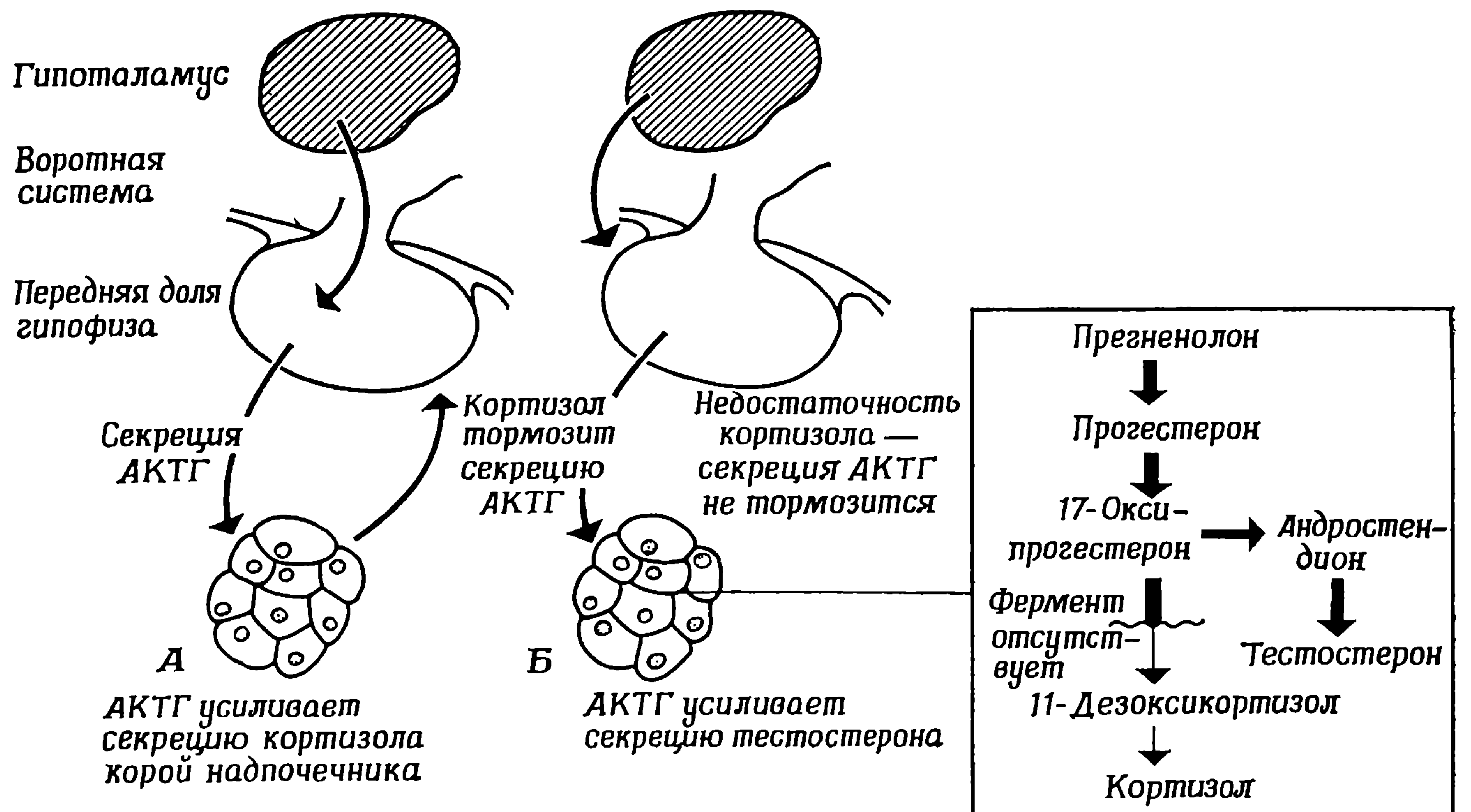
Главным глюкокортикоидом, вырабатываемым корой надпочечников человека, является *кортизол*. Этот гормон способствует мобилизации аминокислот, находящихся в мышцах и других периферических тканях, и уменьшает происходящее в печени превращение аминокислот в глюкозу и гликоген — процесс, называемый *глюконеогенезом* (новообразованием глюкозы). Кроме того, кортизол снижает потребление глюкозы в периферических тканях и способствует мобилизации липидов и образованию кетонных тел. Действие кортизола в общем противоположно действию инсулина.

Синтез кортизола в коре надпочечников усиливается под влиянием АКТГ. Этот гипофизарный гормон вообще стимулирует рост коры надпочечников, активируя синтез в них РНК и белка, но, кроме того, он специфически стимулирует образование кортизола из холестерина, повышая активность одного или нескольких ферментов, участвующих в этом превращении. Таким образом, под действием АКТГ усиливается выработка кортизола и повышается его концентрация в крови (рис. 415, А). Но кортизол в свою очередь тормозит секрецию АКТГ гипофизом, так что создается отрицательная обратная связь. Возможно, что кортизол непосредственно подавляет синтез АКТГ в гипофизе, а может быть, он действует косвенным путем, подавляя образование гипоталамического фактора, вызывающего секрецию АКТГ.

Первичным стимулом для выделения кортизола служит то или иное резкое физическое

Рис. 415. Обратные связи в системе гипофиз — надпочечники.

А. Нормальная регуляция функции коры надпочечников адренокортикотропным гормоном (АКТГ). Фактор, поступающий из гипоталамуса, стимулирует секрецию АКТГ гипофизом, АКТГ усиливает синтез кортизола в коре надпочечников, а кортизол, попадая в гипофиз, тормозит выделение АКТГ. Б. При одной форме адренокортикального вирилизма в надпочечнике отсутствует фермент, необходимый для превращения прогестерона в кортизол, и синтез кортизола сильно понижен. АКТГ не может усилить его, и поэтому секреция АКТГ не подвергается торможению; интенсивная секреция АКТГ ведет к увеличению надпочечников и повышенному выделению ими андрогенов (в частности, тестостерона) вместо кортизола.



воздействие на организм («стресс») — травма, ожог, тяжелая болезнь, перегревание или переохлаждение; стресс порождает поток импульсов, направляющихся в головной мозг и поступающих там в гипоталамус. Гипоталамус выделяет вещество, стимулирующее секрецию АКТГ, которое по специальной системе воротных сосудов попадает с кровью прямо в переднюю долю гипофиза, побуждая соответствующие клетки гипофиза выделять в кровь АКТГ; АКТГ достигает коры надпочечников и стимулирует синтез и секрецию кортизола. Мобилизация аминокислот и липидов из периферических тканей и новообразование глюкозы в печени обеспечивают организм материалами для восстановительных процессов, устраняющих повреждение, и тем самым ослабляют тот стимул, который вызывал секрецию гипоталамического фактора. Повышенная концентрация кортизола в крови воздействует на гипоталамус или на гипофиз (либо на оба эти органа), в результате чего образование и выделение АКТГ снижаются.

Наследственная недостаточность того или иного фермента, участвующего в синтезе кортизола из прегненолона и холестерина, может приводить к гипертрофии коры надпочечников.

Чаще всего встречается недостаточность фермента, присоединяющего гидроксильную группу к 21-му атому углерода молекулы стероида. Это ведет к накоплению промежуточных продуктов данного биосинтетического пути, и некоторые из них, не имея возможности превратиться в кортизол, превращаются в андрогены, например в андростендион (рис. 415, Б), а из

последнего в надпочечниках или в другом месте может образоваться тестостерон — самый активный из андрогенов. Неспособность коры надпочечников выделять в кровь кортизол приводит к избыточной секреции АКТГ, так как ее ничто не сдерживает. Надпочечники увеличиваются и выделяют еще больше андрогенов, в результате чего возникают явления вирилизации. У плода женского пола при недостаточности такого фермента наружные половые органы развиваются более или менее по мужскому типу; у плода мужского пола к моменту рождения может еще не наблюдаться никаких аномалий развития. После рождения вирилизация у обоих полов прогрессирует: наблюдается увеличение полового члена, раннее появление волос на лобке и под мышками, понижение голоса и другие эффекты действия андрогенов. Таких больных, страдающих *гиперплазией коры надпочечников*, можно лечить инъекциями кортизола, что подавляет у них выработку АКТГ гипофизом.

Аналогичная система с обратной связью регулирует синтез тиреотропного гормона гипофизом и тироксина щитовидной железой. Передняя доля гипофиза выделяет тиреотропный гормон, который стимулирует в щитовидной железе ряд процессов, связанных с образованием и секрецией тироксина. Повышение концентрации тироксина в крови ведет к уменьшению секреции тиреотропного гормона, а при пониженной концентрации тироксина выделение тиреотропного гормона, напротив, усиливается. Такого рода отрицательная обратная связь поддерживает содержание обоих гормонов в крови на более или менее постоянном уровне.

Секреция тиреотропного гормона гипофизом может повыситься под действием специфического фактора, выделяемого клетками гипоталамуса в ответ на нервный стимул, возникающий при понижении температуры тела. Гипоталамический фактор стимулирует секрецию тиреотропного гормона, а этот последний — секрецию тироксина, который повышает интенсивность обмена во всех клетках, а тем самым и температуру тела.

Существование этих обратных связей создает определенные трудности при лечебном применении гормонов. Тироксин, вводимый извне, подавляет секрецию тиреотропного гормона точно так же, как и эндогенный тироксин, так что при этом выделение тироксина собственной щитовидной железой больного уменьшается. Подобным же образом введение больному кортизола приводит к пониженной секреции АКТГ его гипофизом, и в результате его собственная кора надпочечников уменьшается в размерах и выделяет меньше кортизола. Если больного долго лечили тироксином, а затем внезапно прекратили лечение, то резкое снижение концентрации тироксина в крови может вызвать избыточную секрецию тиреотропного гормона гипофизом и привести таким образом к чрезмерной стимуляции щитовидной железы.

285. СЛОЖНЫЕ СИСТЕМЫ УПРАВЛЕНИЯ: РЕГУЛЯЦИЯ ЭСТРАЛЬНОГО И МЕНСТРУАЛЬНОГО ЦИКЛОВ

Для того чтобы могло произойти оплодотворение и зачатие, яйцо должно выйти из яичника в такое время, когда вероятность присутствия в яйцевом сперматозоидов достаточно велика и когда внутренняя выстилка матки — *эндометрий* — находится в состоянии, благоприятном для имплантации и развития оплодотворенного яйца. Координацию этих событий во времени осуществляют целых восемь гормонов при участии ряда процессов, происходящих в центральной нервной системе. Три из этих гормонов — специфические факторы, выделяемые гипоталамусом и поступающие по воротной системе кровеносных сосудов гипофиза в его переднюю долю (рис. 416). Воротная система начинается сетью капилляров в срединном возвышении у основания гипоталамуса; они сливаются в сосуды, которые проходят через ножку гипофиза в его переднюю долю, где образуют вторую сеть капилляров и синусоидов. Переносимые по этим сосудам релизинг-факторы (РФ) представляют собой короткие пептиды, каждый из которых вызывает секрецию соответствующего белкового гормона пе-

редней доли гипофиза — фолликулостимулирующего (ФСГ), лютеинизирующего (ЛГ) или лютеотропного (ЛТГ).

Фолликулостимулирующий гормон действует на яичник и побуждает к развитию некоторые из его первичных яйцевых фолликулов (рис. 417). Клетки, окружающие яйцо, быстро размножаются и начинают выделять эстрадиол. Второй гормон гипофиза — *лютеинизирующий* — стимулирует дальнейший рост фолликула, и особенно большое усиление секреции этого гормона, возможно в сочетании с выделением большой порции фолликулостимулирующего гормона, приводит к разрыву фолликула и выходу яйца: происходит так называемая *овуляция*. Оставшиеся клетки фолликула под действием лютеинизирующего и лютеотропного гормонов увеличиваются в размерах, становятся желтоватыми и жироподобными на вид и образуют на месте бывшего фолликула *желтое тело*. Клетки желтого тела выделяют прогестерон и эстрогены. У человека желтое тело обычно сохраняется в течение примерно двух недель, а затем, если не произошло оплодотворения, дегенерирует.

Главный эстроген, выделяемый яичником, — *эстрадиол* — вызывает развитие характерных женских половых признаков и участвует в регуляции изменений, связанных с эстральным или менструальным циклом. В период полового созревания эстрадиол стимулирует рост матки за счет увеличения как числа, так и размеров образующих ее мышечных клеток. Рост влагалища, развитие срамных губ, клитора и других наружных половых частей; рост волос на лобке, расширение таза и развитие его костей по женскому типу; рост грудных желез, размножение железистых клеток в них и, наконец, отложение жира на бедрах — все эти признаки, характеризующие созревание женского организма, обусловлены действием эстрадиола. Рост слизистой оболочки матки (эндометрия) в начале пролиферативной фазы каждого менструального цикла также контролируется эстрадиолом (рис. 417).

Прогестерон — другой женский половой гормон — мало влияет на формирование женских половых признаков, но играет важную роль в стимуляции развития эндометрия и в подготовке его к имплантации оплодотворенного яйца; это происходит во время второй, секреторной, фазы менструального цикла. В клетках эндометрия накапливаются жиры и гликоген; развиваются железы, выделяющие питательную жидкость; кровеносные сосуды растут, удлиняясь и становясь извилистыми. Кроме того, прогестерон подготавливает молочные

Рис. 416. Схема отношений между кровеносными сосудами гипофиза и гипоталамуса.

Показаны гипоталамо-гипофизарные воротные вены, по которым гормоны попадают из гипоталамуса прямо в гипофиз. 1 — сосцевидное тело; 2 — гипоталамо-гипофизарные воротные вены; 3 — нейрогипофиз; 4 — срединное возвышение; 5 — аденогипофиз; 6 — перекрест зрительных нервов; 7 — артерия; 8 — первичное капиллярное сплетение.

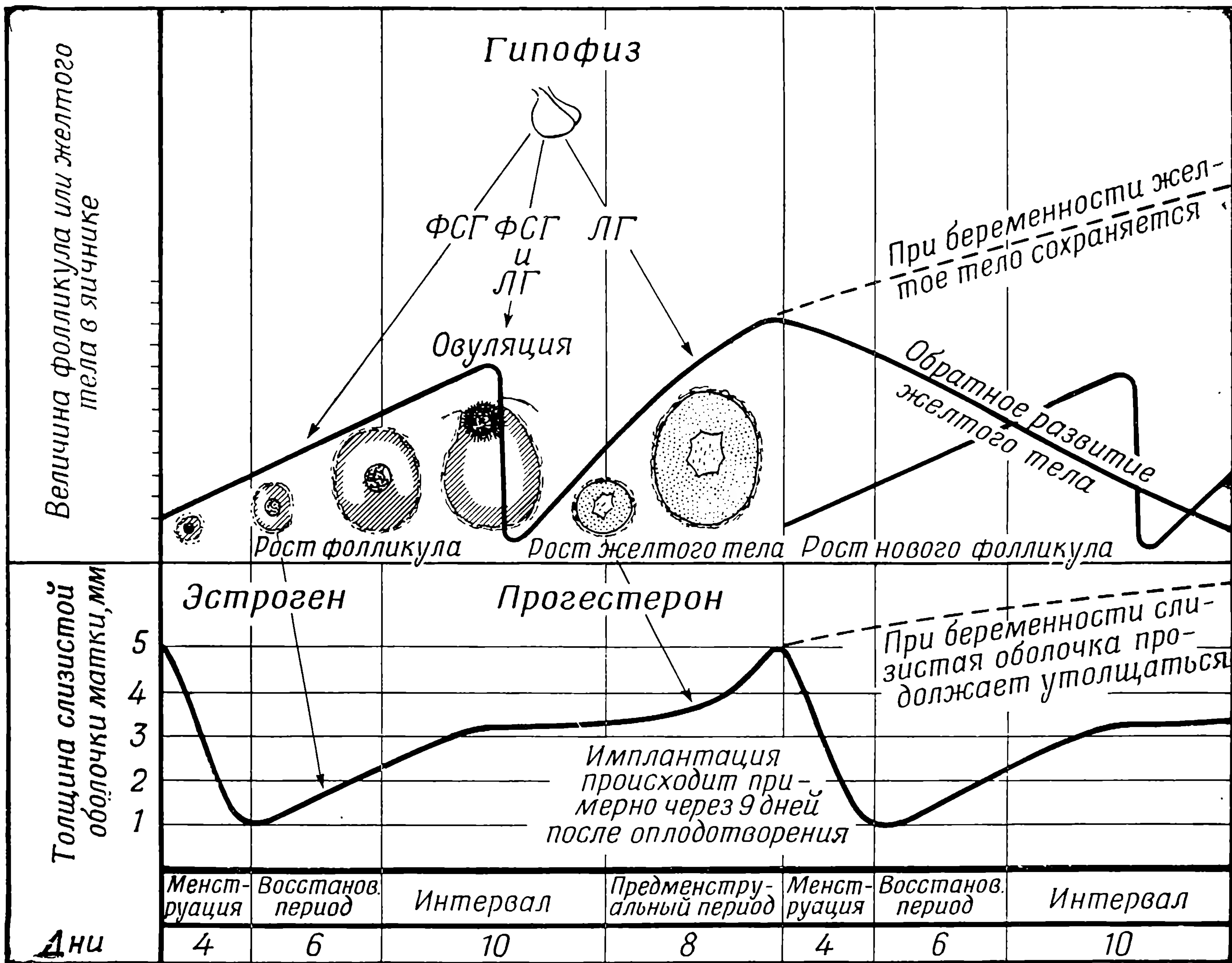
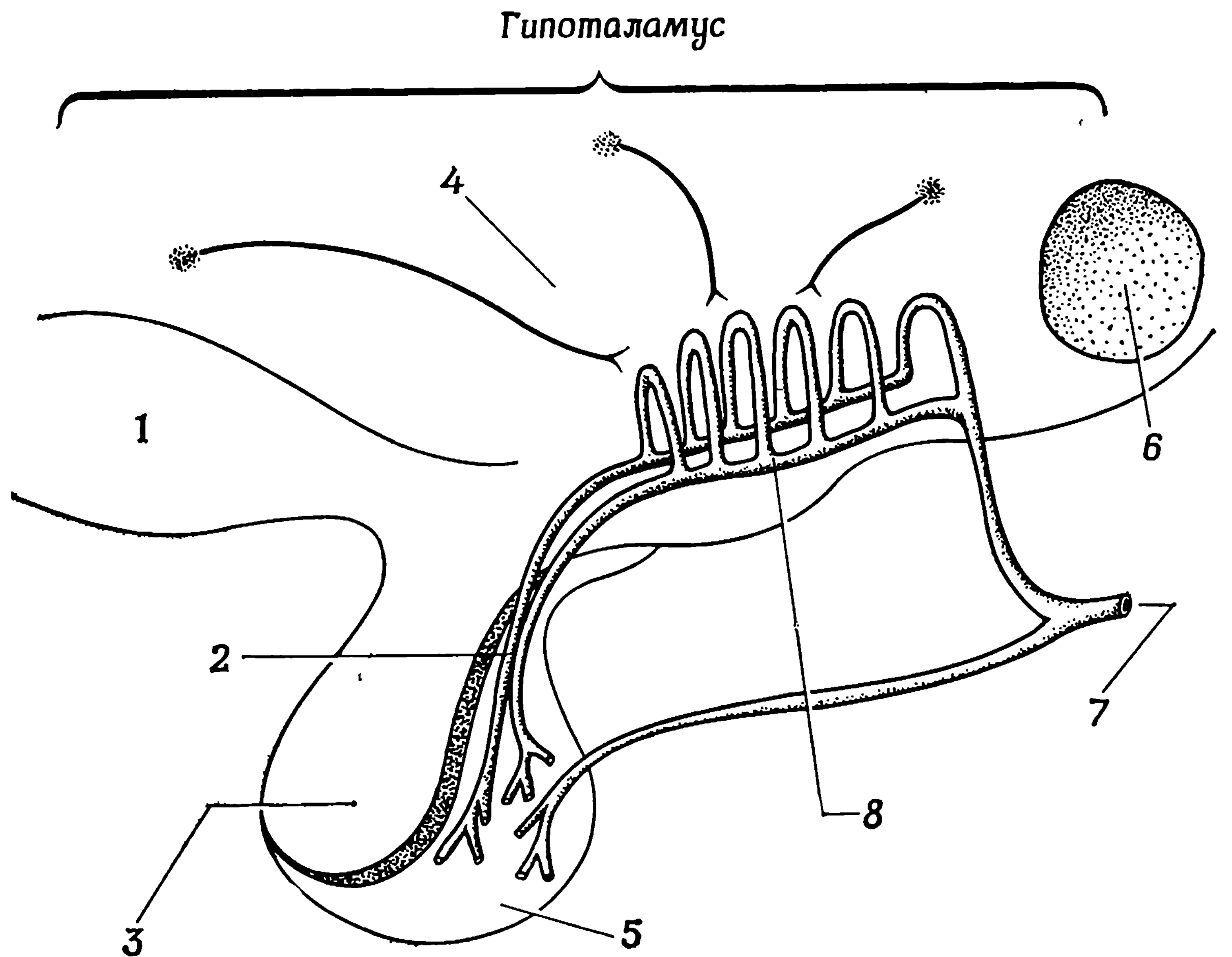


Рис. 417. Менструальный цикл женщины.

Сплошными линиями показаны изменения, происходящие в том случае, если яйцо не оплодотворено; пунктирными линиями — изменения, происходящие при наступлении беременности. Участие гормонов гипофиза и яичника в регулировании цикла показано стрелками.

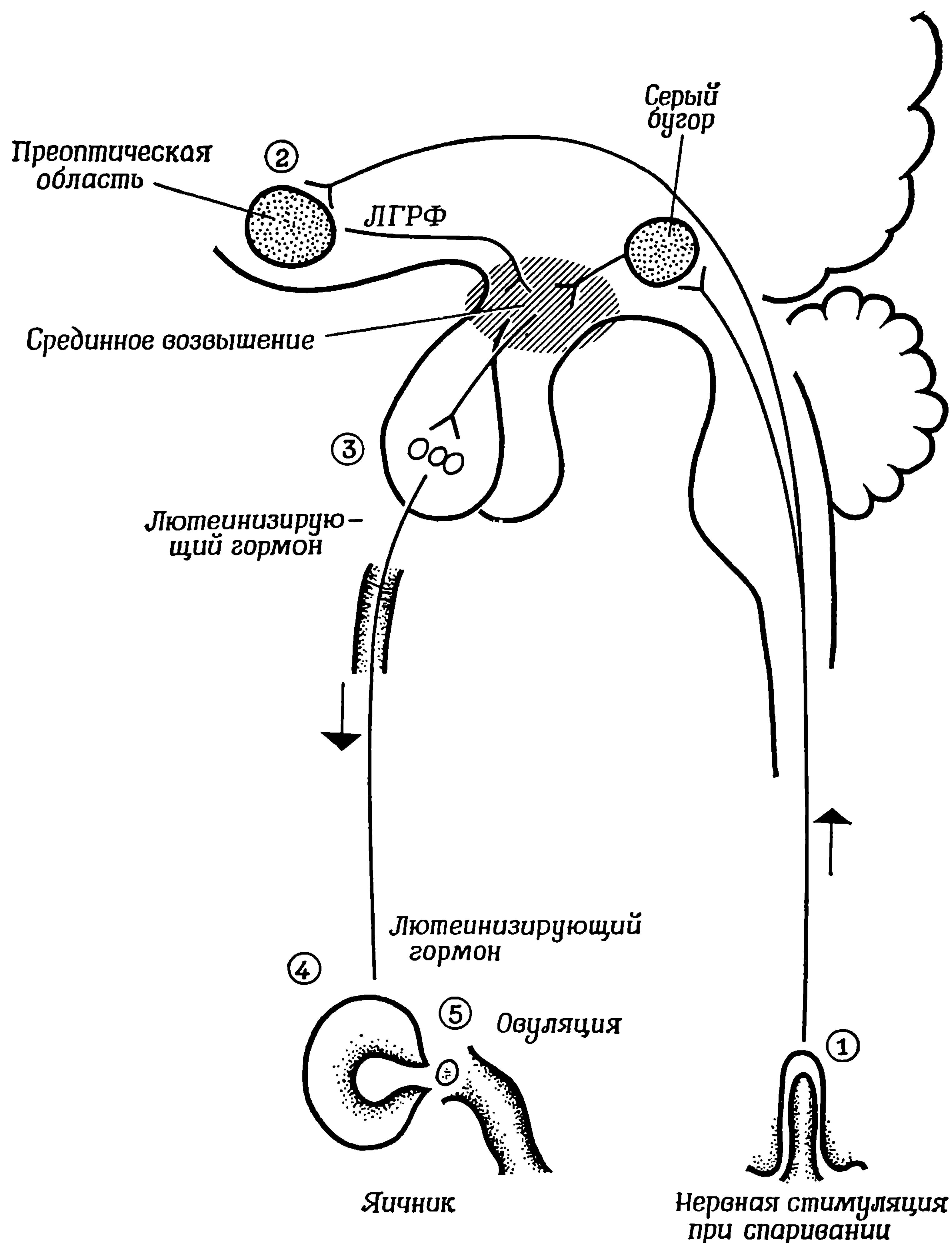


Рис. 418. Схема нервных путей, участвующих в рефлексорной индукции овуляции у кролика.

Раздражение рецепторов влагалища при спаривании порождает нервные импульсы, которые достигают гипоталамуса и вызывают секрецию факторов, стимулирующих гипофиз (релизинг-факторы), в том числе фактора, побуждающего гипофиз выделять лютеинизирующий гормон; этот фактор с кровью попадает в яичник и вызывает овуляцию — выход яйца, готового к оплодотворению.

железы к выделению молока, усиливая секреторную активность железистых клеток.

У самок большинства видов млекопитающих половое влечение появляется лишь в определенные периоды, и только в это время самка подпускает самца для спаривания. В этот период, называемый *эструсом* или *течкой*, создаются наилучшие условия для оплодотворения яйцеклетки. У большей части диких животных течка наступает один раз в год, у собак и кошек — два или три раза в год, а у крыс и мышей эструс повторяется через каждые пять дней. Этот период сопровождается повышенным половым влечением, овуляцией и изменениями слизистой матки и влагалища. После эструса эндометрий утолщается и в нем сильно развиваются железы и кровеносные сосуды, что соз-

дает оптимальные условия для имплантации зародыша.

Менструальный цикл приматов характеризуется периодами кровотечений, называемых *менструациями* и обусловленных дегенерацией и отторжением верхнего слоя эндометрия. Овуляция происходит примерно в середине промежутка между двумя менструациями. У приматов в отличие от других млекопитающих пет или почти нет циклических колебаний полового влечения, и половой акт возможен у них в любую фазу менструального цикла.

Как в эстральном, так и в менструальном цикле ключевым моментом является овуляция — выход яйца из яичника. Некоторым млекопитающим (кролику, кошке, хорьку, норке) свойственна «рефлексорная» овуляция:

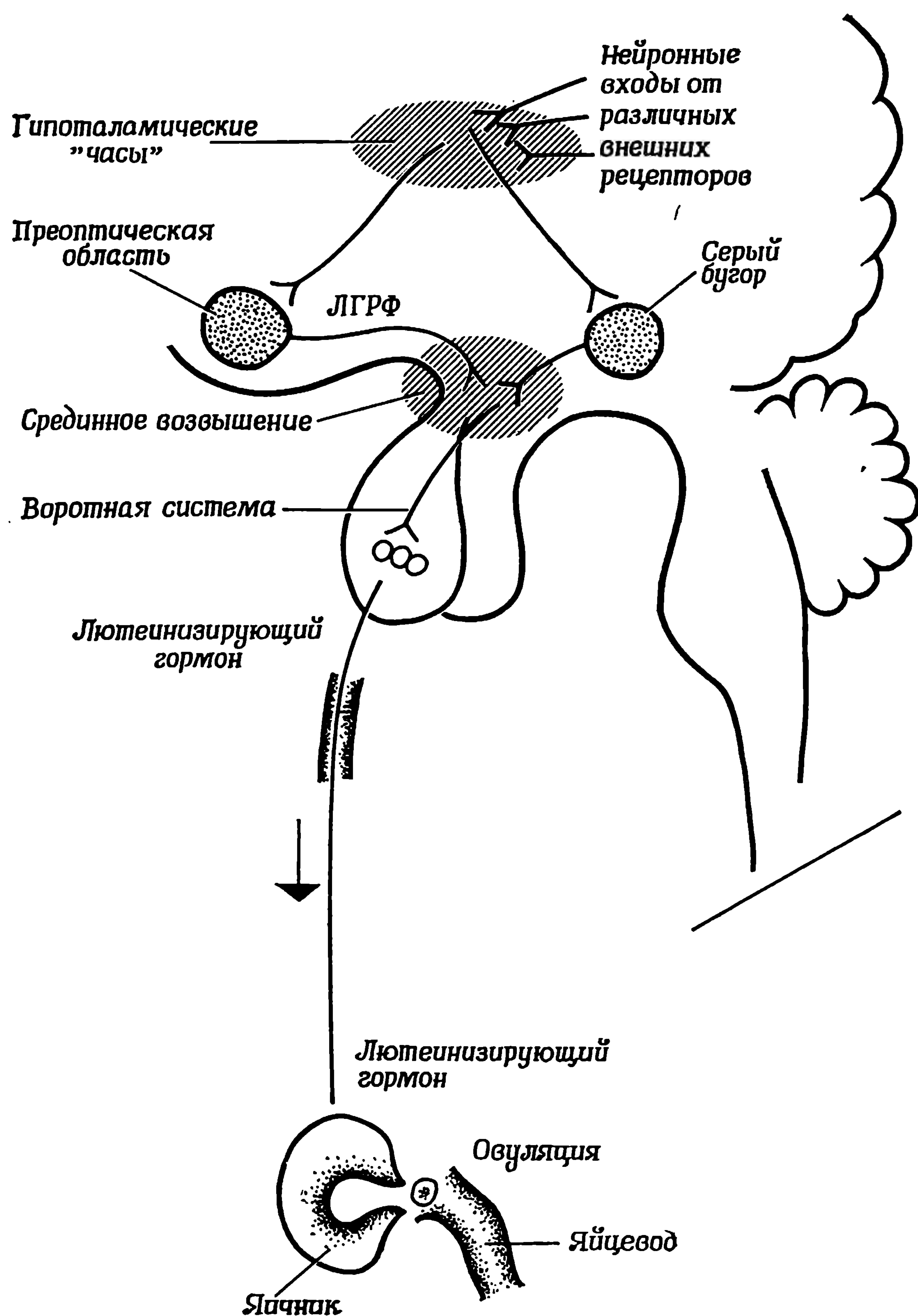


Рис. 419. Самопроизвольная овуляция у человека и других приматов.

Секреция гипоталамических факторов, стимулирующих гипофиз, вызывается не нервными импульсами от рецепторов влагалища, а под влиянием каких-то внутренних «биологических часов», находящихся в гипоталамусе.

она происходит у них под действием нервных импульсов, связанных со спариванием. Возможно, что такого рода прямым сопряжением овуляции со спариванием объясняется хорошо известная плодовитость кроликов. У кролика, кошки и низших обезьян овуляцию можно вызвать путем электрического раздражения определенных участков гипоталамуса — *серого бугра* и *преоптической области*. У кролика стимуляция нервной системы при спаривании приводит к выделению гипоталамусом фактора, который, поступая по системе воротных сосудов в переднюю долю гипофиза, вызывает резкое повышение («волну») секреции лютеинизирующего гормона. В результате воздействия этого гормона на яичник яйцевой фолликул разрывается и яйца освобождаются (рис. 418).

Для другой, более обширной группы млекопитающих характерна спонтанная овуляция, не зависящая от спаривания; у этих животных на время и частоту овуляции влияют факторы внешней среды. Лабораторные крысы, живущие в условиях обычной смены дня и ночи, овулируют между 1.00 и 2.30 часа ночи. Если же крыс в течение двух недель или дольше содержать днем в темноте, а ночью при искусственном свете, то время овуляции сдвинется у них на полсуток. У крыс, содержащихся в условиях непрерывного круглосуточного освещения, овуляции в конце концов прекращаются и развивается стойкое ороговение эпителия влагалища. У приматов, которым свойствен менструальный цикл, — у женщин, у самок человекообразных обезьян и у низших обезьян Старого Све-

та — овуляция происходит самопроизвольно. Разнообразные наблюдения говорят о том, что у женщины ритм менструаций и, вероятно, овуляции подвержен влиянию внешних факторов. Ночные сиделки и стюардессы воздушных линий, пересекающих несколько часовых поясов, часто жалуются на нарушения менструального цикла. По-видимому, у видов со спонтанной овуляцией в гипоталамусе имеются какие-то зависимые от света «физиологические часы», порождающие нервный стимул для секреции гипоталамических релизинг-факторов. Эти факторы образуются в нейронах, аксоны которых оканчиваются в срединном возвышении; здесь, в области окончаний аксонов, релизинг-факторы освобождаются, а затем по воротным сосудам поступают в гипофиз. Возникающая в результате этого «волна» секреции лютеинизирующего гормона вызывает в яичнике овуляцию (рис. 419).

Гипофиз вырабатывает и выделяет фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны не только у самок, но и у самцов, у которых эти гормоны регулируют развитие и функцию семенников. Гипофиз самца, пересаженный самке после удаления ее собственного гипофиза, способен поддерживать нормальное протекание эстрального или менструального цикла. В яичнике, пересаженном кастрированному самцу, развиваются зрелые фолликулы, но овуляции не происходит, так как гипофиз самца не дает периодических «волн» секреции лютеинизирующего гормона. Особенность женского пола — развитие гипоталамических «часов» — определяется на каком-то критическом этапе раннего онтогенеза центральной нервной системы. У развивающегося самца тестостерон подавляет образование такого центра циклической регуляции, тогда как у самок, у которых нет тестостерона, развивается гипоталамический механизм, программирующий периодическую секрецию гонадотропных гормонов, а тем самым и половой цикл. Если самке крысы в любое время между 1-м и 5-м днями жизни впрыснуть тестостерон, то гипоталамические «часы» у нее никогда не начнут функционировать; у такой самки никогда не происходит овуляции, и она находится в состоянии постоянного эструса — как это бывает у крысы в условиях непрерывного освещения.

В регуляции эстральных и менструальных циклов участвуют обратные связи двух типов. Точно так же как тироксин или кортизол уменьшает секрецию тиреотропного гормона или АКТГ, концентрация эстрадиола и прогестерона в крови влияет на выделение гонадотропных гормонов, воздействуя либо непо-

средственно на гипофиз, либо на гипоталамус. Кроме того, судя по некоторым данным, сами гонадотропные гормоны оказывают обратное влияние на гипофиз через гипоталамус, уменьшая секрецию релизинг-факторов.

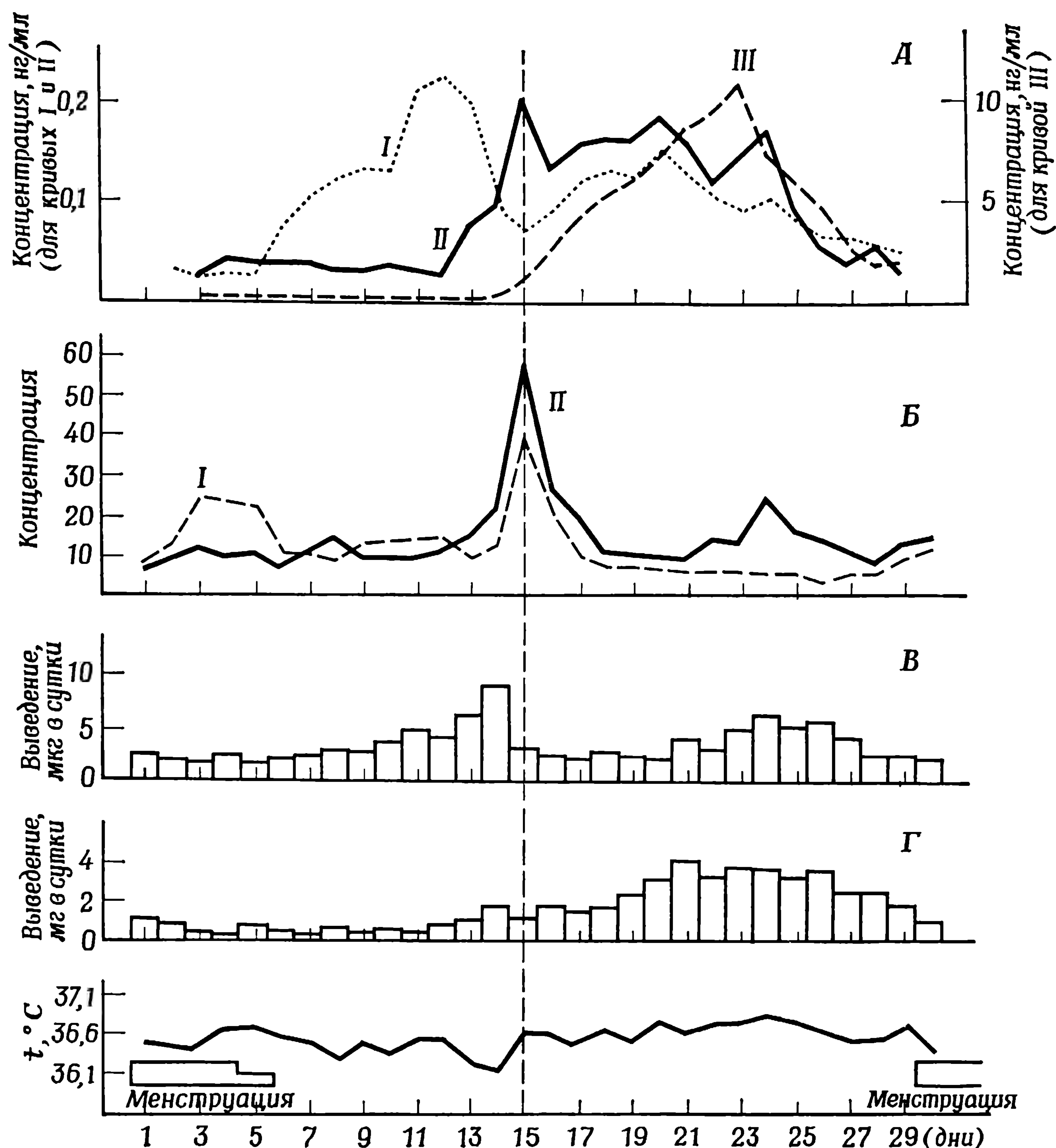
Были разработаны чувствительные и точные методы (радиоиммунологические) количественного определения фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, а также эстрадиола и прогестерона (основанные на связывании специфическими белками). Это позволило измерять концентрацию каждого из этих гормонов в небольших пробах крови, которые брали ежедневно на протяжении всего менструального цикла (рис. 420). Такие определения показывают, что в середине цикла за каких-нибудь 2 или 3 дня концентрация обоих гонадотропных гормонов внезапно резко возрастает и снова падает. Содержание фолликулостимулирующего гормона в крови повышено также в первую неделю пролиферативной фазы, причем этот подъем начинается во время предшествующей менструации и продолжается после ее окончания. Концентрация эстрадиола в крови в первые 10 дней (или около того) пролиферативной фазы остается низкой, а затем резко повышается и достигает максимума примерно в то время, когда начинает возрастать количество лютеинизирующего гормона; потом она начинает падать и к тому времени, когда количество лютеинизирующего гормона достигает максимума, снижается почти до своего низкого исходного уровня. Во время секреторной фазы цикла обычно начинается второй, более широкий и низкий пик концентрации эстрадиола. Содержание прогестерона в крови начинает повышаться примерно во время пика лютеинизирующего гормона и достигает максимума приблизительно 6 дней спустя; оно остается высоким почти до конца цикла, а затем количество прогестерона падает, и это приводит к уменьшению кровоснабжения эндометрия, к гибели клеток его поверхностного слоя и менструальному кровотечению. Менструальные выделения состоят из некротизированных остатков ткани эндометрия, крови и тканевой жидкости; эта смесь постепенно выталкивается из матки в течение 3—5 дней. Базальный слой эндометрия во время менструации сохраняется и служит источником образования нового эпителия и новых желез, развивающихся под действием эстрадиола в постменструальный период.

Регуляция менструального цикла происходит, по-видимому, следующим образом (рис. 421):

1. После предыдущей менструации прогестерон, концентрация которого снизилась, перестает оказывать тормозящее действие на гипо-

Рис. 420. Изменения концентрации различных гормонов в плазме и моче на протяжении одного менструального цикла у женщины.

А. Изменение концентрации в плазме эстрадиола (I), 17-оксипрогестерона (II) и прогестерона (III). Б. Концентрация в плазме фолликулостимулирующего (I) и лютеинизирующего (II) гормонов (в мышечных единицах на 1 мл). В. Выведение с мочой эстрадиола. Г. Выведение с мочой прегнандиола. Внизу изображена кривая изменения температуры тела в состоянии покоя.



таламус, и последний начинает выделять фактор, вызывающий секрецию гипофизом фолликулостимулирующего гормона. Этим можно объяснить повышенное содержание ФСГ в крови в начале цикла.

2. Под действием ФСГ один или несколько фолликулов в яичнике быстро растут и начинают вырабатывать эстрадиол. Выделяемый фолликулярными клетками эстрадиол вызывает пролиферацию клеток эндометрия. Фолликул, достигший определенных размеров, дает нарастающую и спадающую «волну» секреции эстрадиола, которая в свою очередь вызывает такую же волну секреции ФСГ и ЛГ, и эта ответная волна вызывает овуляцию.

3. Лютеинизирующий гормон (во время максимума его секреции) вместе с лютеотропным гормоном, который также выделяется гипофизом, вызывает лютеинизацию фолликулярных клеток (накопление в них желтого пигмента

лютеина), образование желтого тела и усиленное выделение им прогестерона.

4. Концентрация прогестерона в крови возрастает и остается высокой на протяжении большей части секреторной фазы цикла. Прогестерон стимулирует дальнейший рост эндометрия и побуждает его железы выделять питательную жидкость.

5. Прогестерон играет также важную роль в торможении секреции фолликулостимулирующего гормона и в предотвращении развития новых яйцевых фолликулов и яиц. В конце концов желтое тело начинает регрессировать, концентрация прогестерона в крови падает и гипоталамус, освобожденный от его тормозящего действия, снова начинает выделять фактор, вызывающий секрецию фолликулостимулирующего гормона. Начинается новый цикл.

Если яйцо оплодотворено и имплантируется в эндометрий, клетки трофобласта и образу-

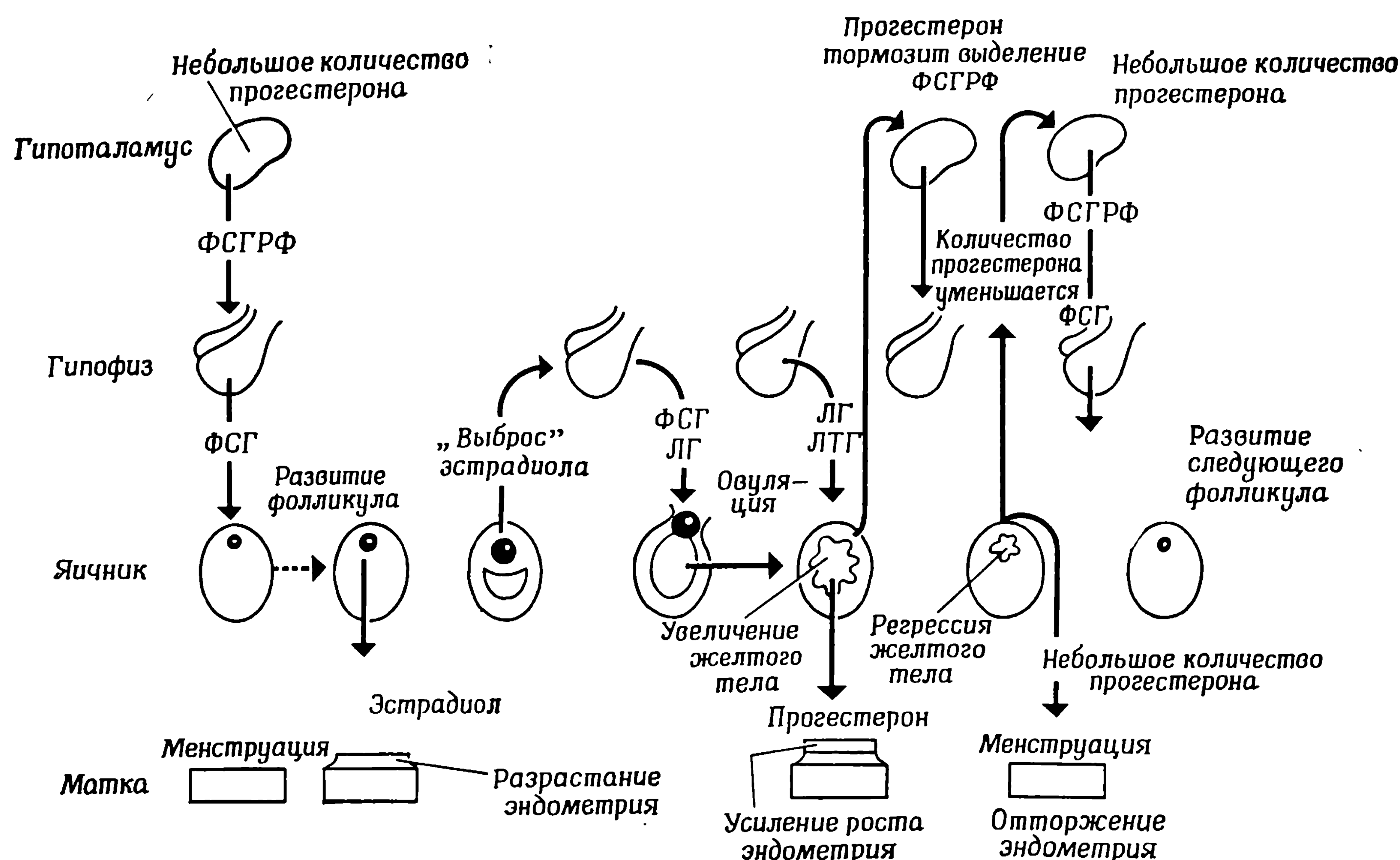


Рис. 421. Взаимоотношения гормонов гипоталамуса, гипофиза и яичников в процессе регуляции различных событий на протяжении менструального цикла у женщины.

ФСГ — фолликулостимулирующий гормон; ЛГ — лютеинизирующий гормон; ЛТГ — лютеотропный гормон; ФСГРФ — фактор, вызывающий выделение ФСГ.

щейся плаценты начинают выделять *хорионический гонадотропин*. Этот гормон, обладающий сильной лютеинизирующей и лютеотропной активностью, обеспечивает сохранение желтого тела и стимулирует непрерывное выделение им прогестерона. Примерно к 16-й неделе беременности сама плацента начинает вырабатывать достаточное количество прогестерона, так что желтое тело становится уже ненужным и дегенерирует.

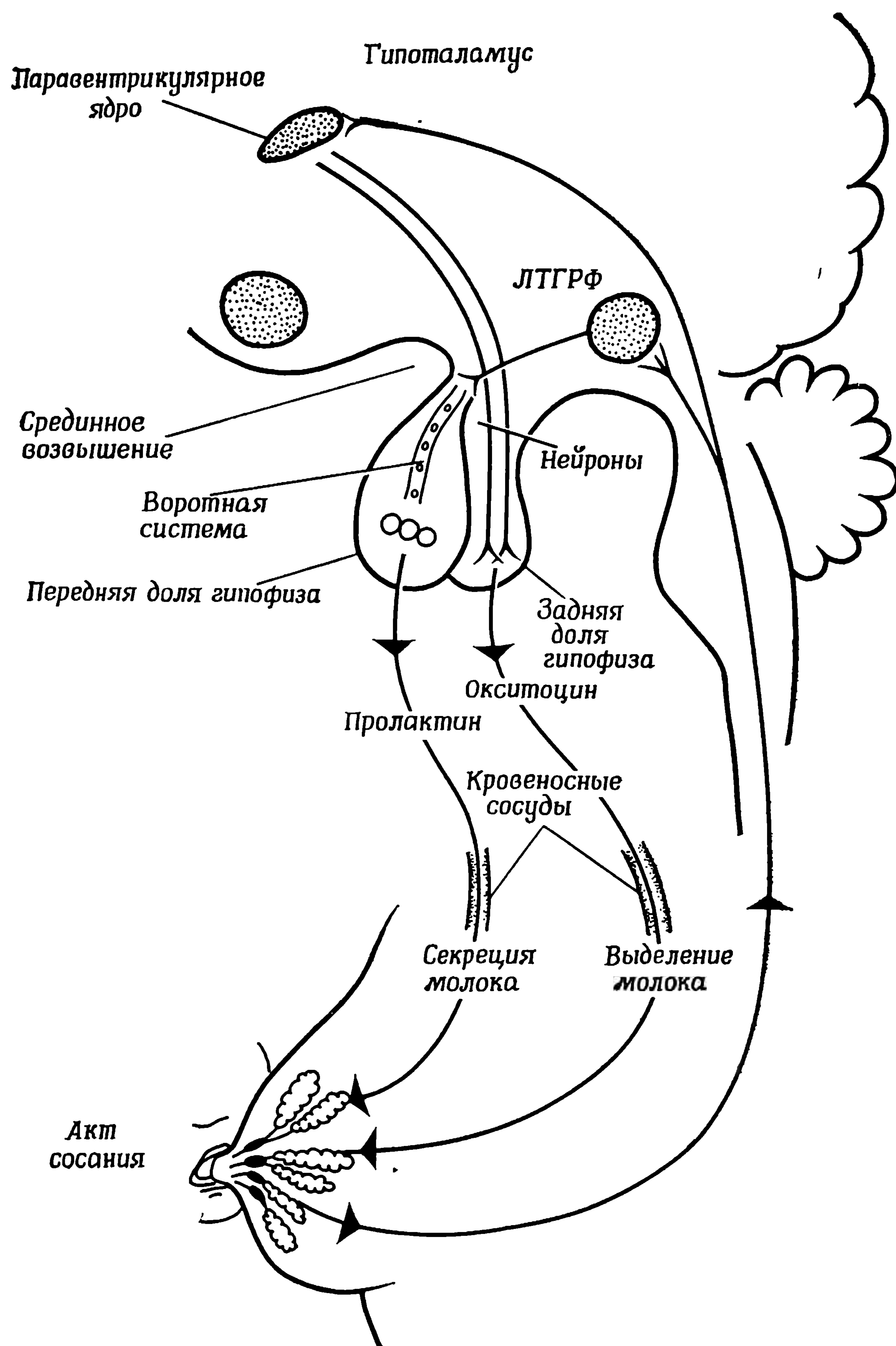
Прогестерон блокирует овуляцию не в результате прямого воздействия на яичник, а подавляя секрецию гипоталамических факторов, побуждающих гипофиз выделять фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны. Пероральные (для приема внутрь) противозачаточные средства содержат синтетические эстрогены и прогестины, подобным же образом блокирующие овуляцию. Природные гормоны — эстрадиол и прогестерон — быстро разрушаются в организме, синтетические же гормоны несколько отличаются от них по молекулярной структуре и благодаря этому расщепляются гораздо медленнее. Пероральные противозачаточные средства, подобно естествен-

ным гормонам, тормозят выделение лютеинизирующего гормона гипофизом и таким образом предотвращают овуляцию. При приеме этих средств в середине менструального цикла не происходит резкого повышения секреции ЛГ и ФСГ, а потому не происходит и овуляции. Некоторые синтетические прогестины изменяют свойства слизи, выделяемой шейкой матки, что затрудняет прохождение через нее сперматозоидов и уменьшает вероятность оплодотворения яйца.

Яйцо, вышедшее из яичника и направляющееся по яйцеводу к матке, сохраняет способность быть оплодотворенным в течение относительно небольшого срока (около 24 ч). Сперматозоиды, попадающие в женские половые пути в результате полового акта, сохраняют способность к оплодотворению не более 48 ч. Таким образом, период максимальной вероятности зачатия падает на те несколько дней, примерно в середине между двумя менструациями, в которые происходит овуляция. Точно установить границы этого периода трудно, так как сроки овуляции изменчивы.

Рис. 422. Схема гормональной регуляции образования и выделения молока молочной железой.

ЛТГРФ — фактор, вызывающий секрецию лютеотропного гормона.



286. СЛОЖНЫЕ СИСТЕМЫ УПРАВЛЕНИЯ: РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ И ФУНКЦИИ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ

Рост и развитие молочных желез во время полового созревания и секреция молока после родов регулируются сложным комплексом гормональных воздействий. При половом созревании развитие грудных желез в целом и пролиферация железистых клеток происходят под контролем эстрадиола, а позднее также прогестерона. Во время беременности грудные железы претерпевают дальнейшее развитие в результате стимуляции их большими количествами эстрадиола и прогестерона, выделяемых

плацентой. Железистые клетки развиваются и становятся секреторными клетками, в железе образуются протоки и альвеолы. Эстрадиол и прогестерон, оказывая сильное влияние на развитие молочных желез, тем не менее *тормозят* фактическое выделение ими молока. После родов концентрация прогестерона в крови матери падает и механизм секреции молока освобождается от его тормозящего действия. На протяжении всей беременности выделение гонадотропных гормонов гипофизом подавляется действием гонадотропных гормонов плаценты. После исчезновения плаценты и ее гормонов гипофиз начинает вырабатывать большие количества лю-

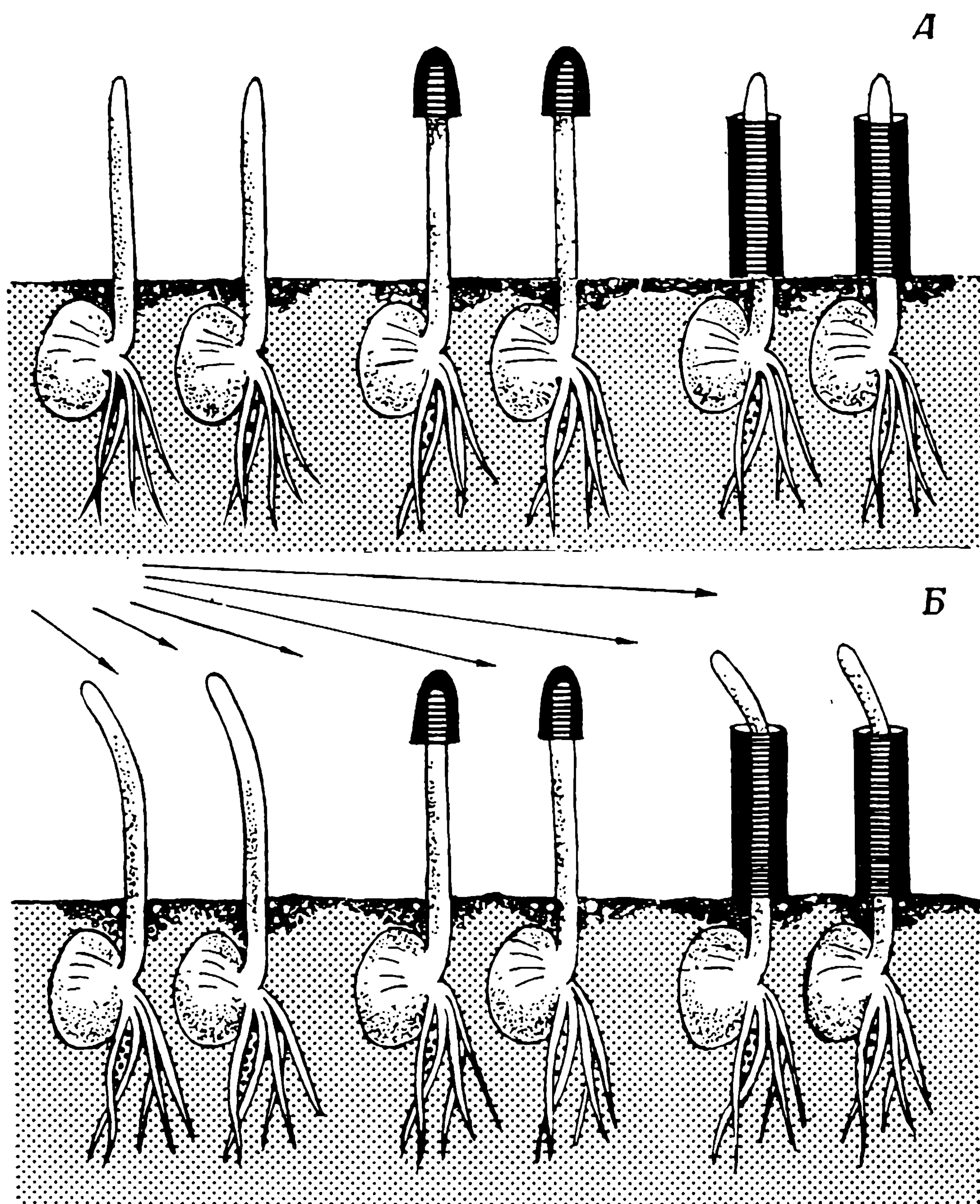


Рис. 423. Опыт Дарвина с проростком канареечной травы.

А. Одни растения не покрыты, у других покрыта только верхушка, третьи покрыты целиком, кроме верхушки. Б. После одностороннего освещения (стрелками показаны лучи света) непокрытые растения и растения с непокрытыми верхушками изгибаются по направлению к источнику света; растения с покрытыми верхушками (в центре) растут прямо.

теотропного гормона (пролактина), стимулирующего образование молока.

Если грудные железы регулярно освобождаются от молока, то гипофиз продолжает выделять пролактин. Если же молоко остается в железе, то секреция пролактина прекращается, и это приводит к прекращению секреции молока. По-видимому, в этом регуляторном механизме (рис. 422) участвуют нервные импульсы от сосков; они проходят через спинной мозг в гипоталамус и побуждают его выделять *фактор, стимулирующий секрецию лютеотропного гормона* (ЛТГРФ). Этот фактор по воротным сосудам поступает в гипофиз и вызывает секрецию пролактина. Если соски не подвергаются раздражению, связанному с актом сосания, то ни ЛТГРФ, ни пролактин не выделяются и железа перестает секретировать молоко.

Секреция молока железой находится под контролем еще одной гормональной системы. Когда ребенок начинает сосать грудь, то в течение первой минуты или около того он обычно молока не получает. Затем молоко появляется в протоках обеих грудных желез, хотя непо-

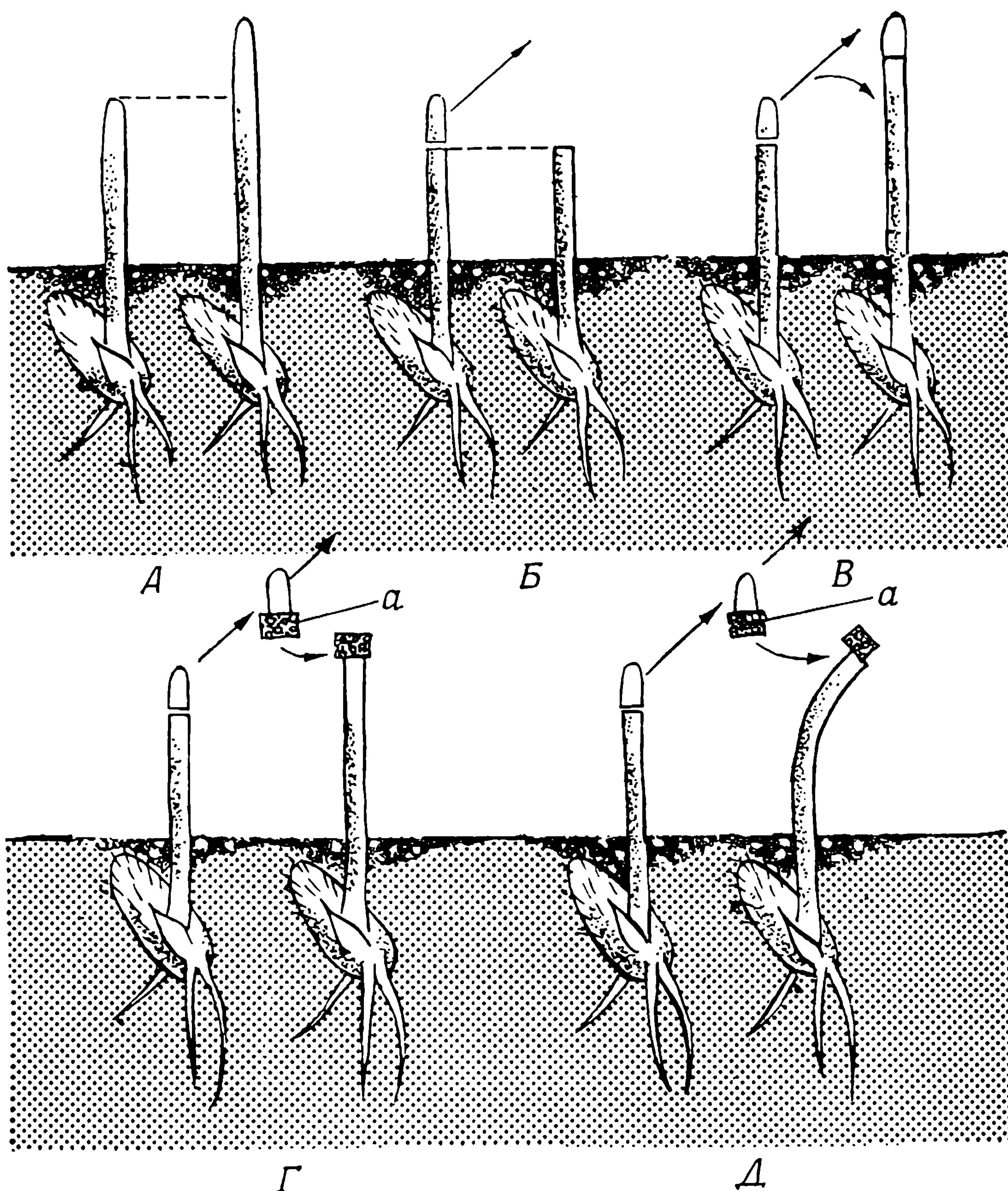
средственно раздражалась только одна из них. Появление молока в обеих железах указывает на то, что здесь происходит какая-то общая стимуляция, а не просто местная реакция на раздражение соска. Нервные импульсы, возникающие при сосании груди, направляются через спинной мозг в гипоталамус и вызывают секрецию двух гормонов — *вазопрессина* и *окситоцина* (рис. 422). Как фактор, стимулирующий активное выведение молока, окситоцин значительно эффективнее вазопрессина; попадая с кровью в грудные железы, он вызывает сокращение мио-эпителиальных клеток, окружающих альвеолы, что ведет к повышению внутреннего давления и выжиманию молока из альвеол в протоки, идущие к соскам. В регулировании развития молочных желез и секреции молока участвуют также инсулин и кортизол, но они играют какую-то второстепенную роль.

287. РЕГУЛЯЦИЯ РОСТА У РАСТЕНИЙ

Гормоны растений (фитогормоны), подобно гормонам животных, — это органические соединения, которые даже в чрезвычайно малых

Рис. 424. Ряд опытов, демонстрирующих характер действия гормонов роста растений в coleoptiliaх овса.

В каждой паре левая схема показывает характер воздействия, а правая — ростовую реакцию по прошествии некоторого периода времени. А. Контроль: никакого воздействия, нормальный рост. Б. Удаление верхушки coleoptilia приводит к прекращению роста. В. Возвращение срезанной верхушки на прежнее место приводит к возобновлению нормального роста. Г. Если срезанную верхушку поместить на некоторое время на агаровый блок (а), а затем этот блок поместить на декапированный coleoptиль, то рост возобновляется. Д. Если срезанную верхушку поместить на некоторое время на агаровый блок (а), а затем этот блок наложить на coleoptиль, несколько сместив его в сторону, то coleoptиль изгибается.



количества оказывают сильное влияние на обмен веществ и рост клеток. Гормоны растений образуются главным образом в активно растущих тканях, особенно в меристематических тканях точек роста на верхушках стеблей и корней. Подобно гормонам животных, фитогормоны обычно оказывают свое действие в частях растений, несколько удаленных от места их образования. Эти гормоны оказывают различного рода воздействия на обмен веществ и деление клеток: 1) регулируют рост клеток в длину в растущей части растений; 2) вызывают образование новых корней, особенно придаточных; 3) вызывают развитие цветков и развитие плодов из частей цветка; 4) стимулируют клеточные деления в камбии; 5) подавляют развитие пазушных почек; 6) задерживают образование отделительного слоя, предотвращая тем самым опадение листьев или плодов. Существует три группы природных химически идентифицированных веществ, которые регулируют рост и развитие цветковых растений: *индолсодержащие ауксины*, *цитокнины* и *гиббереллины*.

Ауксины. Одни из первых опытов со стимулирующими рост веществами были проведены Чарлзом Дарвином и его сыном Фрэнсисом. Уже давно было известно, что растения растут по направлению к свету (обладают *положительным фототропизмом*). Чтобы выяснить, какая часть растения реагирует на свет, Дарвин разделил проростки канареечной травы на три группы: в одной группе он покрыл верхушки проростков колпачками из черной бумаги, в другой надел цилиндры из черной бумаги на всю надземную часть, кроме верхушек, а третья, служившая контролем, оставалась непокрытой (фиг. 423). Затем он помещал все проростки возле окна так, что свет падал на них только с одной стороны. На следующий день совершенно непокрытые проростки и проростки, у которых непокрытой оставалась только верхушка, явно изогнулись по направлению к источнику света, тогда как проростки с колпачками на верхушках продолжали расти прямо вверх. На основании этих экспериментов Дарвин пришел к заключению, что свет воспринимается верхушкой растения, а затем из верхушки вниз

по стеблю распространяется какое-то «влияние», вызывающее изгибание растения.

Исследования Бойсен-Иенсена, Вента и других ученых, проводившиеся в период с 1910 по 1930 год, позволили выяснить механизм, лежащий в основе тропизмов, и показали, что передающееся по растению «влияние» представляет собой гормон роста. Классические эксперименты в этой области были поставлены с колеоптилями проростков овса. *Колеоптиль* — это полый, практически цилиндрический орган, окружающий, подобно футляру, неразвернувшийся лист. По достижении определенного этапа роста дальнейшее увеличение длины колеоптиля происходит почти исключительно за счет растяжения клеток. В 1910 году Бойсен-Иенсен установил, что если в этот период срезать верхушку колеоптиля, то рост в длину такого декапитированного колеоптиля немедленно прекращается. Если же верхушку вновь вернуть на место, рост колеоптиля возобновляется (рис. 424, В).

Поместив между верхушкой колеоптиля и остальной его частью тонкую пластинку слюды, можно предотвратить растяжение клеток. Однако тонкий слой агарового геля, помещенный между верхушкой и остальной частью колеоптиля, не сказывается на его росте. Более того, если срезанную верхушку поместить на определенный срок на агаровый блок, а затем, сняв ее с агара, насадить этот кусочек агара на декапитированный колеоптиль, то агар начнет стимулировать рост колеоптиля (рис. 424, Г). Эти эксперименты показали, что рост колеоптиля регулируется каким-то веществом, которое образуется в верхушке и обычно передвигается вниз, стимулируя растяжение клеток колеоптиля. Оставляя отрезанную верхушку на агаровом блоке в течение различных периодов времени, исследователи обнаружили, что количество ростового вещества, диффундирующего в агар, пропорционально длительности контакта последнего с верхушкой. Количество ростового вещества оценивали по его действию на рост колеоптиля.

Дальнейшие опыты Вента показали, что если агаровый блок поместить на декапитированный колеоптиль сбоку, то рост будет асимметричным: колеоптиль изгибается в направлении, *противоположном* той стороне, на которой находится блок, т. е. более интенсивно растут клетки, находящиеся непосредственно под агаровым блоком (рис. 424, Д). Этот тест оказался чрезвычайно чувствительным, и Вент предложил измерять количество стимулирующего рост вещества, названного *ауксином*, в «единицах изгиба», т. е. в градусах угла изгиба колеопти-

ля. Метод Вента может служить примером *биологического определения*, т. е. измерения количества химического вещества по силе его действия на определенную биологическую систему.

Даже в активно растущих тканях количество ауксинов ничтожно. Растущий побег ананаса содержит около 6 мкг (0,000006 г) индолилуксусной кислоты на 1 кг растительного материала. Как заключил Нитш, это сравнимо с весом одной иголки в 22-тонном стоге сена!

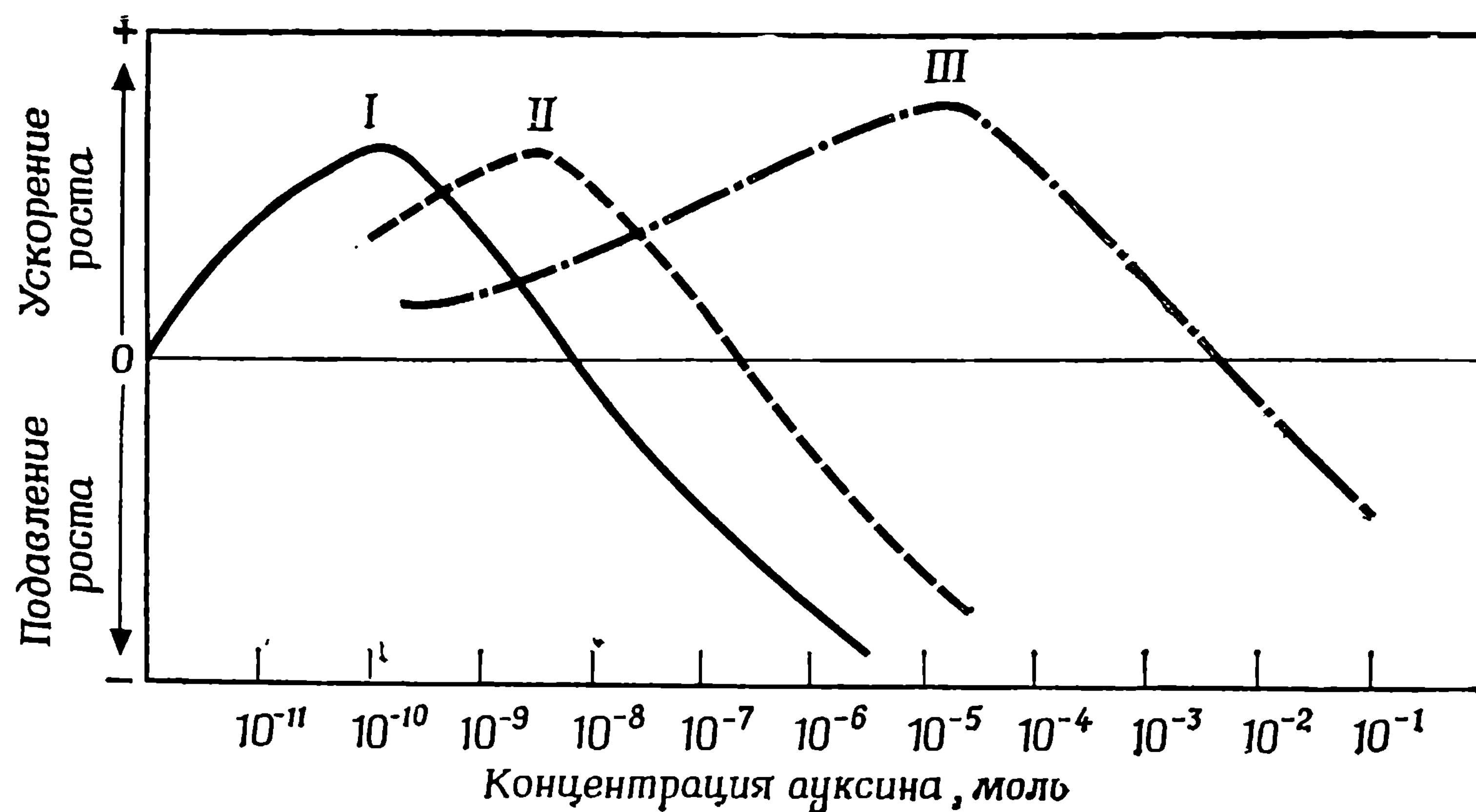
Индолилуксусная кислота — главный природный ауксин — быстро расщепляется ферментом индолацетатоксидазой. Активность этого фермента тормозит некоторые ортодифенолы. Стимулирующее действие ортодифенолов на рост было известно довольно давно, и вначале полагали, что эти вещества и есть ауксины; в действительности же их стимулирующее действие объясняется тем, что они подавляют активность индолацетатоксидазы, а это ведет к повышению содержания в тканях растения эндогенной индолилуксусной кислоты.

Индолилуксусная кислота синтезируется из триптофана (рис. 401), но каким образом свет, падающий на точку роста растения, стимулирует превращение триптофана в индолилуксусную кислоту, остается неясным. Ауксин перемещается вниз по стеблю со скоростью от 0,5 до 1,5 см/ч. Судя по данным о кинетике переноса ауксина, это, вероятно, активный процесс, протекающий за счет метаболической энергии. Молекулы переносимого вещества должны обладать определенной конфигурацией; синтетический ауксин 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксиксусная кислота) сильно стимулирует обмен веществ в растительных тканях, но он плохо распространяется вниз по стеблю и поэтому в отличие от индолилуксусной кислоты не приводит к координированному росту различных участков растения.

Ростовая реакция колеоптиля представляет собой метаболический процесс, так как она протекает только в присутствии кислорода и усиливается при добавлении глюкозы в качестве источника углерода. Ростовые реакции корней, почек и стеблей наступают при различных, специфических для каждого из этих органов концентрациях ауксина. Определенные низкие концентрации стимулируют рост, а более высокие тормозят его (рис. 425). Концентрации ауксина, оптимальные для роста стеблей, значительно выше тех, которые оптимальны для роста корней или почек.

Изгибание побега под влиянием света и корня под влиянием силы тяжести обусловлено неравномерным ростом, который связан с нерав-

Рис. 425. Различия в реакции корней (I), почек (II) и стеблей (III) на различные концентрации индолилуксусной кислоты.



номерным распределением ауксина. В таких реакциях, называемых *тропизмами*, можно выделить три этапа: 1) восприятие стимула — света или направления силы тяжести; 2) появление какой-то поперечной физиологической асимметрии и 3) возникновение асимметрии роста. Восприятие света связано с поглощением световой энергии пигментами, например каротиноидами или флавионами. В результате одностороннего освещения возникает поперечный градиент поглощаемой энергии, который вызывает асимметрию физиологической активности, и в частности выработки ауксинов. Если верхушку coleoptily освещать с одной стороны, а затем срезать ее и пересадить на другой coleoptиль (предварительно срезав у него верхушку), то последний начнет расти асимметрично и изгибаться в ту сторону, с которой свет падал на пересаженную верхушку. Поскольку освещенная сторона поглощает больше энергии и поскольку для образования ауксинов необходима энергия, на первый взгляд может показаться, что этим и объясняется рост по направлению к свету. Однако для того, чтобы образовался соответствующий изгиб, быстрее расти и содержать больше ауксина должна *неосвещенная* сторона растения. Высказывались предположения, что под влиянием света ауксин быстрее разрушается или же образуются продукты окисления ауксина, тормозящие его перенос вниз по освещаемой стороне стебля. По мнению других исследователей, растение перераспределяет синтезируемый ауксин, перенося его на теневую сторону. Опыты с ауксином, меченным ^{14}C , показали, что после одностороннего воздействия света или силы тяжести действительно происходит перенос ауксина в поперечном направлении.

Возможно, что ауксины вызывают дифференцировку тканей в тех частях растения, через которые они проходят или в которые в конце концов поступают. Полярная дифференцировка ксилемы приводит к образованию единой системы трубок, проходящих вертикально через все растение — от верхушечной меристемы и распускающихся листьев по стеблю до самых кончиков корней. В концевых участках побегов эту дифференцировку направляет верхушечная меристема. Опыты показали, что кусочек тканевой культуры каллуса сирени не образует клеток ксилемы, если на него не поместить кусочек меристемы. Если, однако, вместо меристемы на тот же участок каллуса воздействовать ауксином, в каллусе образуется некоторое число клеток ксилемы. По-видимому, верхушечная меристема служит источником ауксина, который переходит в нижележащие ткани и вместе с какими-то другими факторами направляет их по пути дифференцировки в ксилему.

Дифференцировка корней также контролируется ауксинами. Давно известно, что на нижнем конце срезанного куска стебля, поставленного в воду, могут образоваться корни. При этом у нижних участков стебля или у более старых побегов эта способность к образованию корней выражена слабее, что хорошо согласуется с уменьшением содержания ауксина по направлению к основанию стебля. Образование корней легко вызвать, поставив черенок в разбавленный раствор природного или синтетического ауксина.

Ауксины и другие фитогормоны координируют рост различных частей растения. Верхушечная почка в обычных условиях подавляет развитие пазушных почек, но если ее сре-

зять, то пазушные почки, освобожденные от тормозящего действия ауксина, выделяемого меристемой верхушечной почки, могут начать развиваться. В том, что это торможение обусловлено ауксином, можно убедиться, удалив верхушечную почку и заменив ее соответствующим количеством ауксина, который закрепляют каким-нибудь подходящим материалом, например жиром; в этом случае развитие пазушных почек остается заторможенным.

Под контролем ауксина находится еще один процесс — опадение листьев, цветков и плодов и отбрасывание стеблей. Ауксин, образующийся в листе, распространяется по черешку до его основания и подавляет развитие отделительного слоя. До тех пор пока лист вырабатывает ауксин, механизм отделения его от стебля не приводится в действие. Опадение — результат естественного снижения синтеза ауксина в стареющей ткани. Низкая концентрация ауксина способствует опадению, а высокая предотвращает его.

Ауксины нашли самое разнообразное практическое применение и имеют огромное экономическое значение; они используются, например, для стимуляции укоренения черенков, для получения *партенокарпических* плодов (плоды, образующиеся без опыления и поэтому не содержащие семян), для ускорения созревания плодов и предотвращения их преждевременного опадения. Синтетический ауксин 2,4-Д широко применяется в качестве гербицида (для уничтожения сорняков). Большинство обычных сорняков относится к двудольным растениям, которые гораздо более чувствительны к стимулирующему действию ауксинов, чем однодольные, например злаки. Опрыскивание газона раствором 2,4-Д соответствующей концентрации, достаточной для стимуляции сорняков, но не растений, входящих в газонную смесь, вызывает у сорняков настолько сильное ускорение процессов жизнедеятельности, что они истощают запасы своей собственной протоплазмы и гибнут. Многие важные сельскохозяйственные растения (кукуруза, овес, рожь, ячмень, пшеница) принадлежат к однодольным, поэтому ежегодно миллионы гектаров полей обрабатывают 2,4-Д с целью уничтожения сорняков и повышения урожая.

Молекулярный механизм, лежащий в основе поразительно многообразного действия ауксинов, еще не ясен. Удлинение растительной клетки под влиянием ауксина требует поглощения ею воды и размягчения клеточной стенки, которое позволяло бы клетке набухать по мере осмотического всасывания воды. Ауксин действительно размягчает клеточную стенку и увели-

чивает степень ее пластического изгиба под действием некоторой стандартной нагрузки. Этот эффект ауксина обусловлен, возможно, тем, что он изменяет химическую структуру пектиновых веществ клеточной стенки; в пользу этой гипотезы говорят некоторые экспериментальные данные. Актиномицин D, который тормозит синтез РНК, подавляет также и растяжение растительных клеток под влиянием ауксина; это свидетельствует о том, что синтез РНК необходим по крайней мере для некоторых аспектов реакции клетки на ауксин. Возможно, что синтез новой РНК требуется для образования структурных компонентов плазматической мембраны, площадь которой у растущей клетки должна увеличиваться.

Ауксин можно считать самым важным из фитогормонов, так как он играет весьма существенную роль в процессах координации роста и клеточной дифференцировки, обуславливающих нормальное развитие. Ауксин вместе с некоторыми другими химическими регуляторами обеспечивает образование из массы делящихся растительных клеток подлинного организма, а не просто многоклеточной колонии.

Гиббереллины. У одних растений гиббереллины стимулируют рост стебля в длину, а у других вызывают увеличение размеров плодов. Кроме того, они обладают способностью вызывать прорастание семян. Семена пшеницы, овса, ячменя и других зерновых злаков состоят из двух главных частей (разд. 170): *зародыша* и *эндосперма*, содержащего запасные питательные вещества (рис. 426). Эндосперм состоит, по-видимому, из мертвых клеток, но он окружен *алейроном* — трехслойным покровом из живых клеток. Во время прорастания семени крахмал, находящийся в клетках эндосперма, гидролизуются α -амилазой, выделяемой алейроновым слоем; однако секреция фермента возможна лишь в присутствии зародыша. Если зерно пшеницы разрезать на две части так, чтобы зародыш остался в одной из них, то в другой части крахмал не будет подвергаться гидролизу. Гиббереллин — химический агент, выделяемый зародышем, — побуждает клетки алейронового слоя вырабатывать и секретировать α -амилазу. Под действием гиббереллинов активируются и другие ферменты, которые расщепляют материал наружных покровов семени и делают их менее прочными, так что растущий зародыш может пробиться сквозь них. Гиббереллин стимулирует также выработку в алейроновом слое эндосперма протеолитических ферментов, которые расщепляют белки; при этом освобождается триптофан, служащий исходным материалом для син-

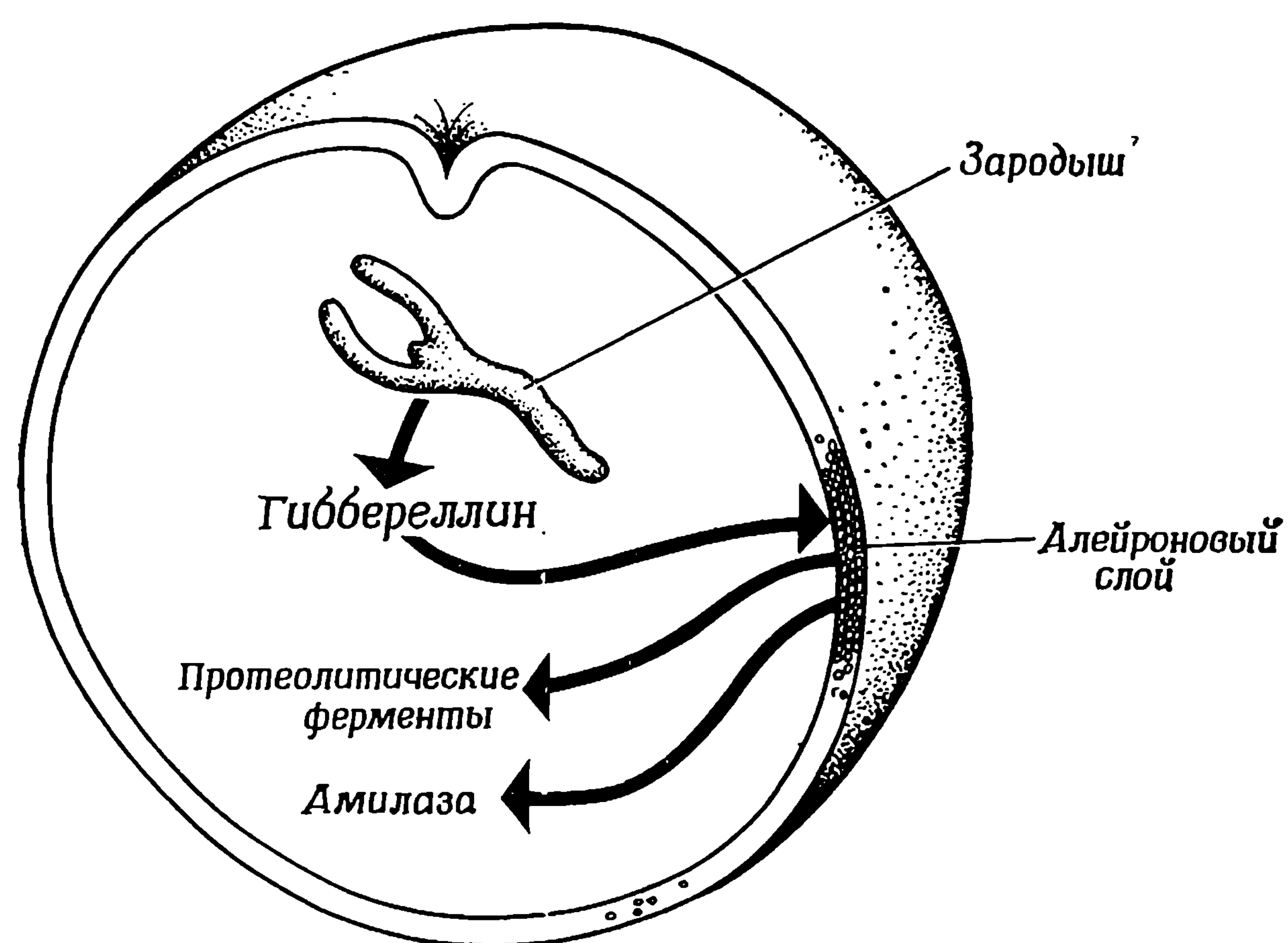


Рис. 426. Образование амилазы и других ферментов в алейроновом слое семени под действием гиббереллина, выделяемого зародышем.

Амилаза расщепляет крахмал эндосперма, а протеолитические ферменты расщепляют резервные белки.

теза индолилуксусной кислоты в верхушке coleoptили молодого зародыша.

Выработка алейроновым слоем α -амилазы под действием гиббереллина полностью подавляется актиномицином D. Этот антибиотик пептидной природы присоединяется к аминогруппе гуанина ДНК, вытесняет ДНК-зависимую РНК-полимеразу и тем самым блокирует синтез РНК на матрице ДНК. Это позволяет предполагать, что гиббереллины каким-то образом регулируют использование генетической информации, содержащейся в ДНК; быть может, под их влиянием определенная часть ДНК становится доступной для транскрипции, в результате чего образуется специфическая информационная РНК, что в свою очередь приводит к синтезу определенных ферментов.

Из растений выделено свыше десятка различных гиббереллинов, и каждый из них несколько отличается от других по своей структуре и биологической активности. Некоторые гиббереллины способны вызывать образование цветков, другие таким действием не обладают. Один из гиббереллинов в отличие от всех остальных вызывает развитие *антеридиев* (мужских половых органов) у гаметофитов папоротников.

Цитокинины. Гормоны третьего типа, *цитокинины*, стимулируют рост клеток в культурах растительных тканей или органов и заметно повышают скорость клеточного деления. Установлено, что *зеатин*, выделенный из молодых зерен кукурузы, представляет собой производное аденина — 6-(4-окси-3-метил-транс-2-бутениламино)пурин (рис. 402). Цитокинины содержатся в растениях в таких ма-

лых количествах, что их идентифицировали только при помощи метода масс-спектрометрии. Боковая цепь, присоединенная к аминогруппе при 6-м атоме пуринового кольца, имеет изопреноидную структуру и, подобно гиббереллинам, образуется из мевалоновой кислоты. Вещество, очень близкое к зеатину, — 6 (γ , γ -диметилаллиламино) пурин — было выделено в форме рибонуклеозида из сериновой и тирозиновой *транспортных РНК* дрожжей, гороха, шпината и печени телят; в обеих транспортных РНК это необычное основание непосредственно примыкает к антикодону. В пяти других специально исследованных транспортных РНК этого интересного основания не оказалось.

Цитокинины не только стимулируют клеточное деление, но и могут изменять строение растительных клеток, выращиваемых в культуре. Если концентрация цитокинина в питательной среде очень низкая (не более 10^{-9} M), образуются только рыхлые, непрочные ткани. При несколько более высоких концентрациях (от 10^{-8} до 10^{-7} M) на поверхности клеточной массы развиваются корешки, и, наконец, при еще более высоких концентрациях (около $3 \cdot 10^{-6}$ M) начинается образование побегов. Эта зависимость дифференцировки корней и побегов от концентрации цитокининов, продемонстрированная на тканевых культурах, позволяет предполагать, что цитокинины, возможно, выполняют сходную функцию и в интактном растении.

Мы пока еще не можем связать действие цитокининов с какой-либо специфической биохимической реакцией; неизвестным остается также механизм стимуляции этими гормонами клеточного деления. Добавление цитокинина усиливает синтез ДНК в делящихся клетках табака.

Обычно в растении действуют фитогормоны одновременно двух типов, а в регуляции специфических биологических явлений, быть может, участвуют все три главных типа фитогормонов. Для оптимального роста тканевой культуры каллуса табака необходимы определенные концентрации всех трех факторов. Цитокинины и гиббереллины играют ведущую роль в регуляции роста и развития на ранних стадиях, ауксины же выступают на первый план позже, в связи с регулированием удлинения клеток.

Фотопериодизм у растений. Давно известно, что разные растения цветут в разное время года и что время зацветания связано с продолжительностью *фотопериода*, т. е. с числом часов, в течение которых растение ежедневно находится на свету.



Рис. 427. Опыт, указывающий на возможное существование у растений гормона цветения.

Все растения петунии получали ежедневно по 8 ч дневного света. Растение А (с небольшими бутонами) освещали дополнительно по 8 ч в день флуоресцентными лампами, свет которых содержит угнетающие цветение красные лучи и не содержит инфракрасных. Цветущее растение Б освещали дополнительно по 8 ч в день лампами накаливания, свет которых содержит как красные, так и стимулирующие цветение инфракрасные лучи. В. Контроль.

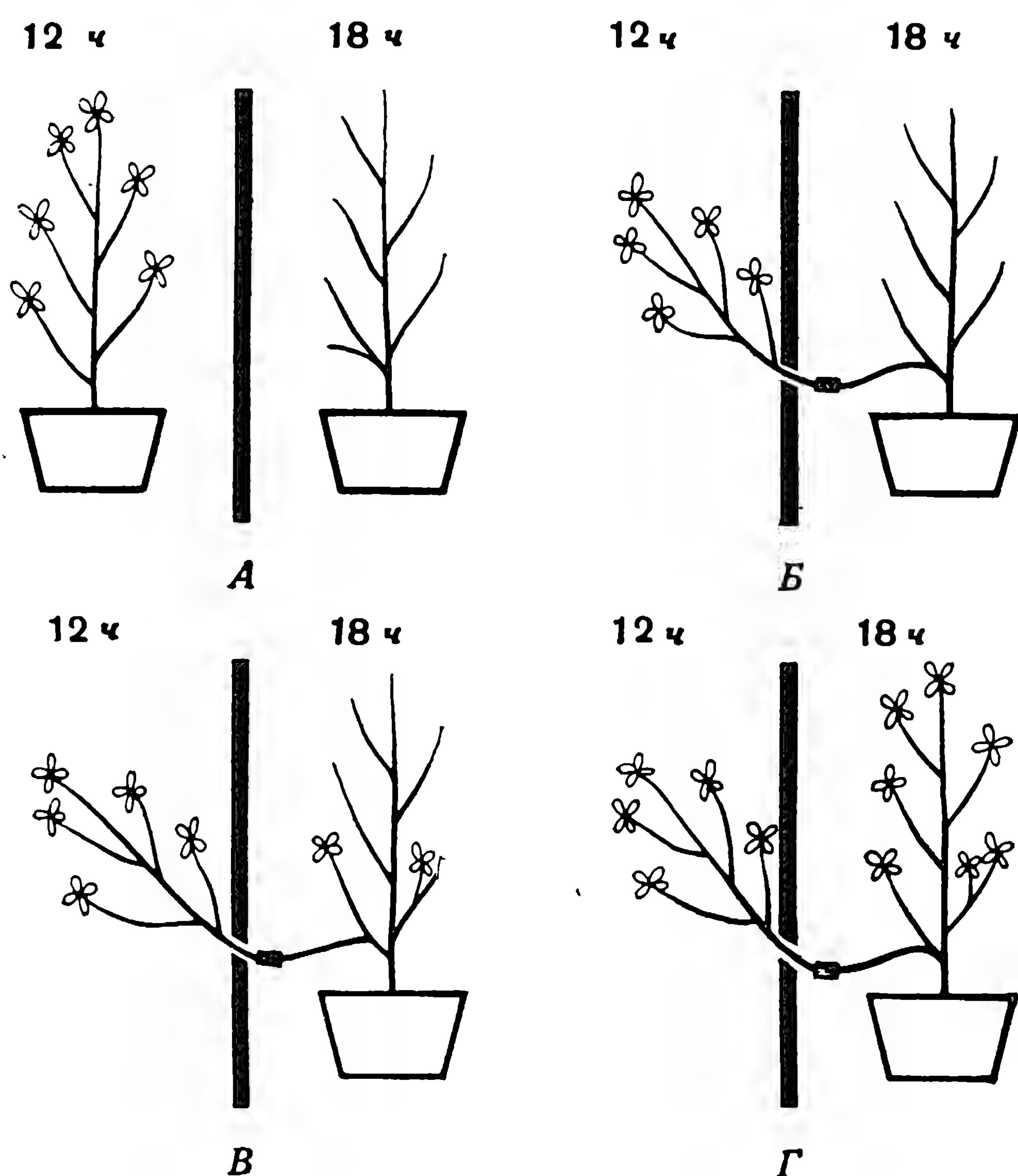


Рис. 428. Опыт, демонстрирующий наличие гормона цветения.

А. Два растения дурнишника, выращенные в горшках и разделенные светонепроницаемой перегородкой; одно находится на 12-часовом дне, а другое — на 18-часовом. Левое растение зацвело, правое не цветет. Б. Растение, выращенное на 12-часовом дне, срезали и основанием стебля привили на 18-часовое растение. Обе части привитого растения продолжали содержать соответственно на 12- и 18-часовом дне. В. Растение, содержащееся на 18-часовом дне, начинает зацветать. Первые цветки образуются на побегах, ближайших к месту прививки. Г. В конце концов появляются цветки на ветках. Если бы не было сделано прививки, растение, находящееся на 18-часовом дне, не могло бы зацвести.

Некоторые виды растений (например, астры, космос, хризантемы, георгины, картофель) образуют цветки только при фотопериоде, не превышающем примерно 14 ч в сутки. Такие растения, называемые *короткодневными*, цветут обычно ранней весной или поздним летом и осенью. Но в сущности это «длинноночные» растения, так как зацветание у них регулируется продолжительностью периода непрерывной темноты. Эти «длинноночные» растения зацветают только при темновом периоде продолжительностью не менее 9 ч. Их можно заставить зацвести раньше обычного, сократив ежедневную экспозицию на свету (покрывая растения), или, напротив, предотвратить их цветение путем дополнительного искусственного освещения (рис. 427).

Другие виды (например, свекла, клевер, лен, кукуруза, живокость и гладиолус) зацветают только при фотопериоде продолжительностью более 14 ч в сутки. Такие *длиннодневные* (а в сущности «коротконочные»), растения обычно цветут поздней весной и в начале лета. Если ежедневно накрывать их на некоторое время, с тем чтобы экспозиция на свету составляла менее 13 — 14 ч в сутки, то зацветание сильно задерживается или не наступает вовсе.

Такие растения, как гвоздика, хлопчатник, одуванчик, подсолнечник и томаты, нейтральны в отношении длины дня; они могут зацвести в любое время года и относительно независимы от длины фотопериода. Время цветения определяется у них не только длиной дня: оно зависит также от температуры, влажности, содержания питательных веществ в почве и густоты стояния.

Флоригены и фитохромы. Механизм влияния длины дня на время цветения еще недостаточно изучен, но результаты ряда экспериментов позволяют предполагать, что в нем участвует гормон цветения, получивший название *флоригена*. Типичный опыт этого рода, проводимый с короткодневным растением дурнишником, состоит в следующем (рис. 428). Одно растение выращивается на 12-часовом дне вплоть до зацветания. Затем его прививают на другое растение, которое выращивали на 18-часовом дне (тем самым подавив образование цветков). После прививки обе части растения отделяют одну от другой светонепроницаемой перегородкой таким образом, что привой продолжает получать 12-часовой фотопериод, а подвой — 18-часовой. «Длинноночная» часть такого растения продолжает образовывать цветки, а со временем зацветает и «коротконочная» часть, причем первые цветки возникают обычно ближе к месту прививки. Эти результаты расцениваются как доказательство су-

ществования диффундирующего гормона цветения, который вырабатывается в листьях и переносится по флоэме к цветочным почкам. О химическом составе этого гормона и о механизме его действия ничего не известно.

Красный свет подавляет зацветание у короткодневных растений, но стимулирует его у длиннодневных, инфракрасные же лучи оказывают на эти две группы растений прямо противоположное действие. Важнейшую роль в фотопериодизме, по-видимому, играет светочувствительный белковый пигмент *фитохром*. Этот пигмент существует в двух формах, одна из которых — фитохром₆₆₀ (Φ_{660}) — чувствительна к красному свету (660 нм), а другая — фитохром₇₃₅ (Φ_{735}) — чувствительна к инфракрасному свету (735 нм). Φ_{660} — неактивная форма, в виде которой растение запасает это потенциально активное соединение; физиологически активной является форма Φ_{735} . На свету неактивный Φ_{660} превращается в активный Φ_{735} , а инфракрасные лучи вызывают превращение Φ_{735} в Φ_{660} ; это фотохимические реакции, протекающие с одинаковой скоростью как при 0, так и при 35° С. Превращение Φ_{735} в Φ_{660} происходит также в темноте при участии ферментов и требует присутствия кислорода. Днем фитохром существует главным образом в форме Φ_{735} , а ночью при участии ферментов постепенно превращается в Φ_{660} . Это может лежать в основе отличия растительным организмом света от темноты, а скорость превращения Φ_{735} в Φ_{660} , быть может, служит механизмом физиологических «часов» для измерения длительности темнового периода.

Длина фотопериода оказывает влияние и на ряд других функций растения, помимо цветения. Например, образование клубней у ирландских сортов картофеля ускоряется при сокращении длины дня. Поскольку рост клубня (часть растения, называемая в общепитии картофелиной) сопровождается отложением в нем крахмала, фотопериод должен каким-то образом стимулировать передвижение углеводов из листьев к клубням.

288. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЛИНЬКИ У НАСЕКОМЫХ

Многие насекомые проходят в процессе своего развития ряд последовательных *линек* (см. разд. 185). Будучи покрыто прочной, жесткой кутикулой, насекомое может расти и изменять свой внешний вид только благодаря тому, что оно периодически линяет — сбрасывает свой хитиновый наружный покров и образует вместо него новый. Образование новой кутикулы на-

чинается еще до линьки, под старой кутикулой (рис. 429); часть материала старой кутикулы сохраняется и используется для построения нового наружного скелета. В старом хитиновом покрове намечается линия, по которой он затем разрывается; насекомое увеличивается в объеме, заглатывая воду или воздух, разрывает старую кутикулу и растягивает новую до ее окончательных размеров. После линьки насекомое на некоторое время остается без твердого наружного скелета; в этот период особенно велика опасность потерять слишком много воды или стать жертвой хищника.

У насекомых и других членистоногих линька находится под гормональным контролем. Главным органом, определяющим наступление линьки, служит *интерцеребральная железа*, лежащая на поверхности головного мозга (рис. 250). Аксоны ее нейросекреторных клеток направлены назад, и расширенные окончания их образуют так называемые *согрома cardiasa*. Интерцеребральная железа выделяет несколько гормонов, регулирующих различные физиологические процессы. Один из них, *проторакотропный гормон*, выделяется из согрома *cardiasa* и создает первоначальный стимул для линьки, побуждая другой эндокринный орган — *про-*

торакальную железу — секретировать *экдизон*. Условия, стимулирующие деятельность интерцеребральных желез, были изучены в опытах с кровососущим клопом *Rhodnius*. Когда клоп насосется крови, рецепторы растяжения в его брюшке возбуждаются и импульсы от них вызывают активность проторакальных желез. *Rhodnius* питается редко, но одной большой порции крови достаточно ему для удовлетворения всех метаболических потребностей, связанных с линькой.

Проторакальная железа представляет собой рыхлый комплекс тяжей из крупных эктодермальных клеток, расположенный на брюшной стороне переднегруди (проторакса). Она выделяет *экдизон* — стероид, синтезируемый из холестерина. Экдизон ($C_{27}H_{44}O_6$) отличается от стероидных гормонов позвоночных тем, что в нем сохранена боковая цепь холестерина (рис. 407); в его молекуле пять гидроксильных групп, две из которых (при 14-м и 25-м атомах углерода) совершенно необычны. Рядом с двойной связью расположена кетогруппа, но она находится в кольце В, а не в кольце А, как в стероидах позвоночных. Для того чтобы получить 25 мг экдизона, пришлось приготовить вытяжку из более чем 500 кг шелковичных чер-

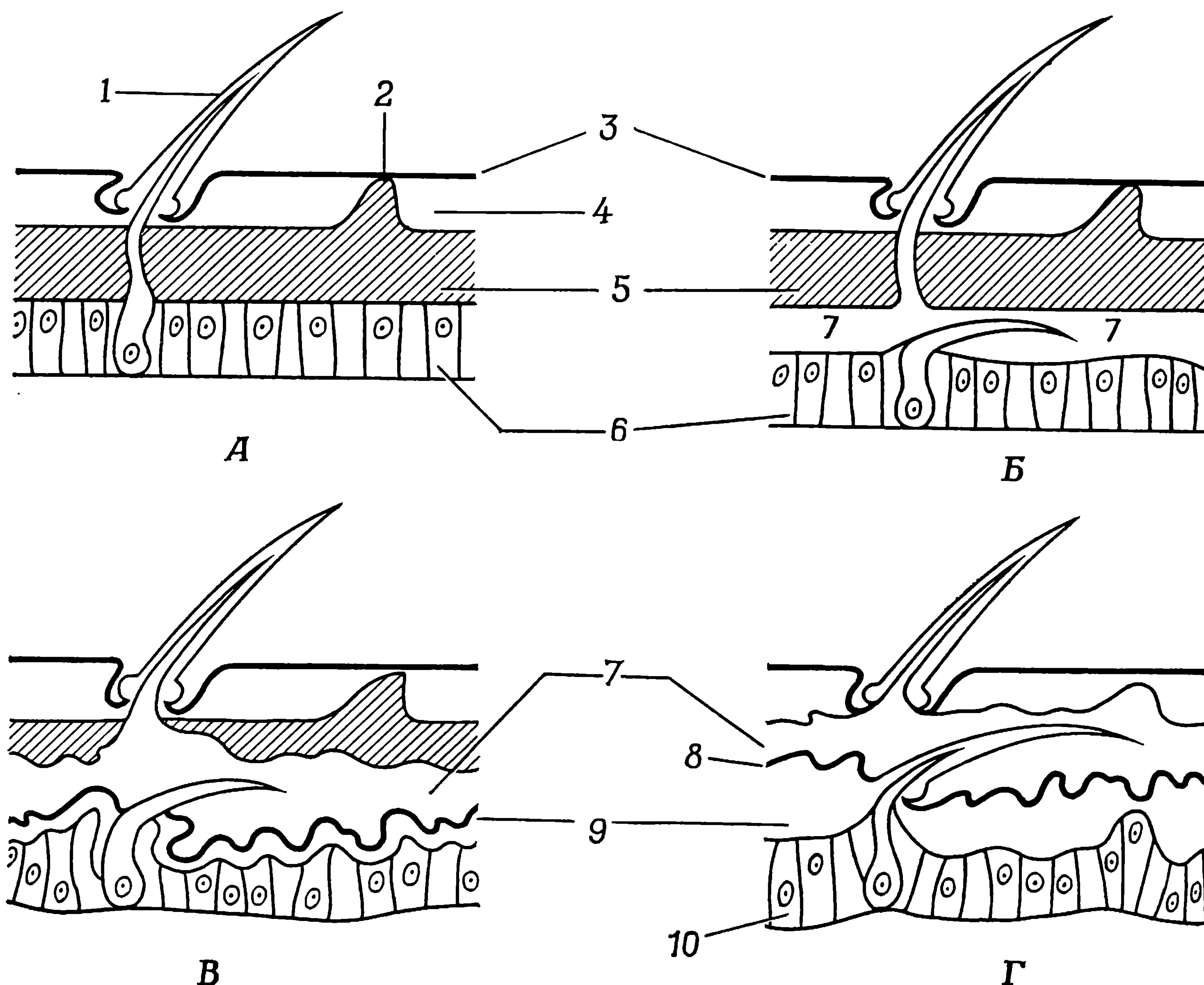


Рис. 429. Схема процесса линьки у членистоногого.

А. Полностью сформированный наружный скелет и лежащий под ним эпидермис в период между линьками. Б. Отслойка эпидермиса; выделение липочной жидкости и новой эпикутикулы. В. Переваривание старого вторичного хитинового слоя и секреция нового первичного хитинового слоя. Г. Состояние перед самым сбрасыванием старой кутикулы. 1 — щетинка; 2 — линия разрыва; 3 — эпикутикула; 4 — первичный хитиновый слой; 5 — вторичный хитиновый слой; 6 — эпидермис; 7 — липочная жидкость; 8 — новая эпикутикула; 9 — новый первичный хитиновый слой; 10 — гиподерма.

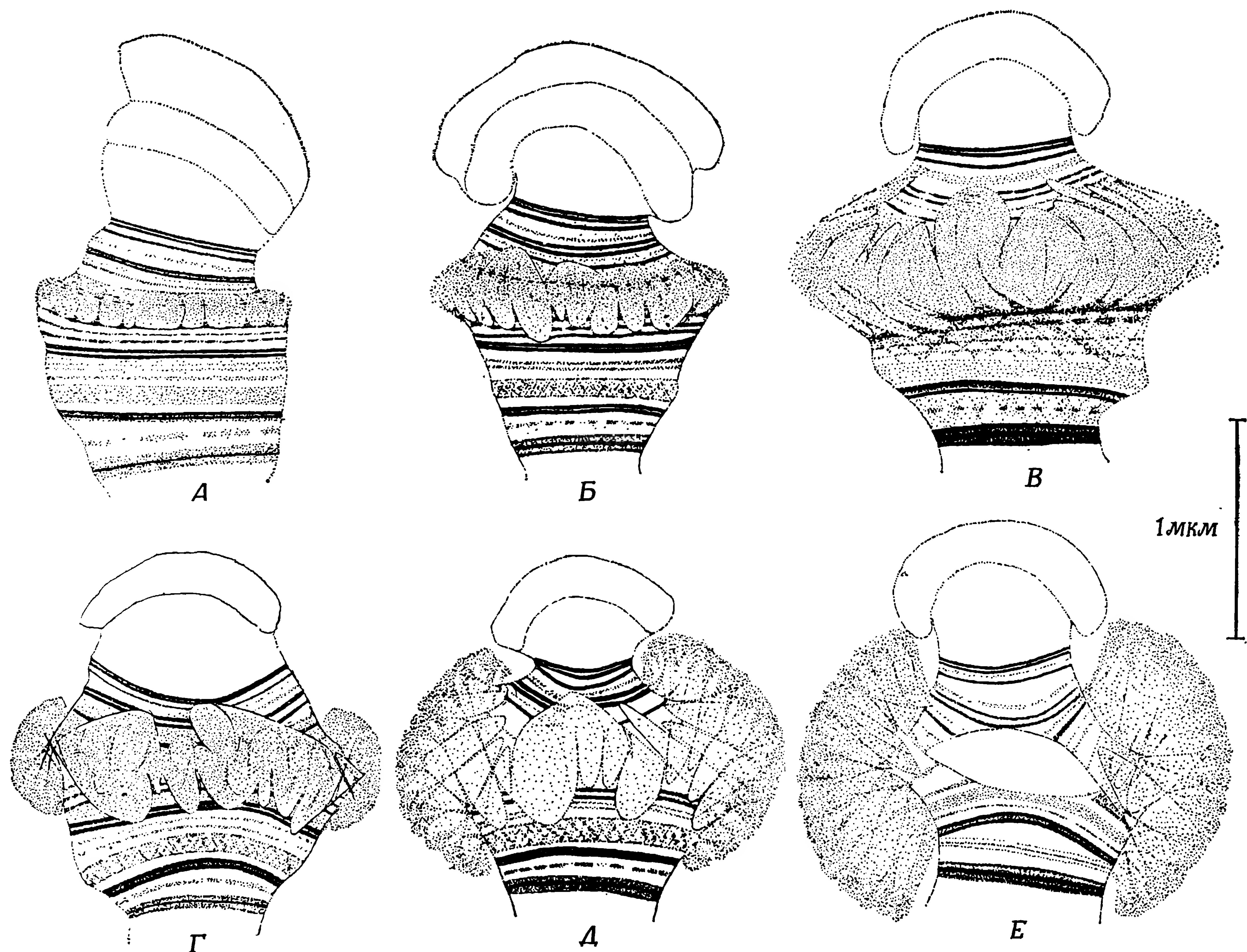


Рис. 430. Постепенное изменение (А — Е) участка политенной хромосомы в слюнной железе *Chironomus tentans* при образовании пуффа.

Как показали гистохимические исследования и радиоавтография хромосом, меченных ^3H -уридином, пуффы состоят главным образом из РНК.

вей. Существует поразительное сходство между стимулирующим действием проторакотропного гормона на секрецию экдизона и действием АКТГ на выработку стероидов надпочечниками. Экдизон заставляет эпидермис выделять линочный секрет, что ведет к линьке и метаморфозу.

Позднее было установлено, что после впрыскивания личинкам комара *Chironomus* ничтожных количеств экдизона у них уже через 15 мин появляется вздутие («пуфф») в специфическом участке определенной хромосомы. (рис. 430). У двукрылых в клетках некоторых тканей содержатся гигантские хромосомы, состоящие из большого числа хроматид. Под микроскопом

в них можно увидеть и идентифицировать отдельные поперечные полосы (диски), соответствующие определенным генетическим локусам. В процессе нормального развития специфические диски хромосом в определенные моменты вздуваются, и, как выяснилось, именно в этих участках происходит синтез РНК. Введение личинкам экдизона приводит к вздутию определенного диска (I-18C), и после этого в эпидермальных клетках образуется фермент ДОФА-декарбоксилаза, катализирующий превращение диоксифенилаланина в N-ацетилдиоксифенилэтиламин — вещество, участвующее в затвердении кутикулы. Это заставило предположить, что транскрипция специфических

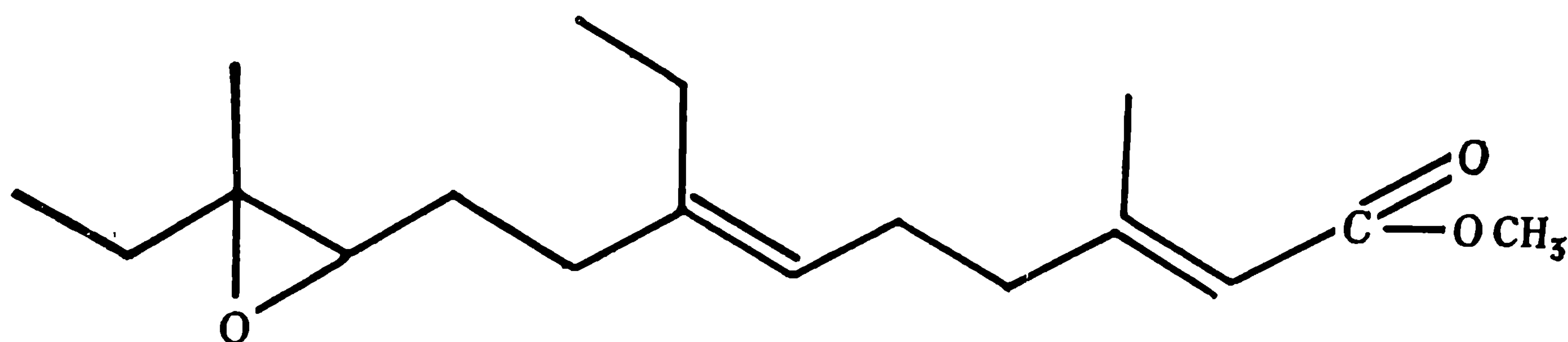


Рис. 431. Ювенильный гормон (метил-10-эпокси-7-этил-3,11-диметил-2,6-тридекадненоат).

генов контролируется гормонами, и в настоящее время проводятся многочисленные исследования для проверки этого предположения.

В регуляции метаморфоза участвует еще одна пара эндокринных органов — *corpora allata*; это небольшие железы, расположенные в голове, непосредственно позади *corpora cardiaca*. При удалении этих желез у молодой личинки ближайшая линька сопровождается у нее метаморфозом, несмотря на то что в норме ей предстояло проделать еще одну или даже несколько личиночных линек. Если же, напротив, пересадить *corpora allata* от молодой личинки зрелой, которой уже положено метаморфозировать, то вместо метаморфоза у нее произойдет дополнительная личиночная линька. *Corpora allata* выделяют ювенильный гормон ($C_{18}H_{30}O_3$), молекула которого построена на основе цепи жирной кислоты (рис. 431); вероятно, это изопреноидное производное мевалоновой кислоты. Необычную особенность гормона составляют этильные боковые цепи. Из некоторых продуктов переработки определенных пород древесины (например, из газетной бумаги) было выделено вещество, обладающее выраженной активностью ювенильного гормона. Возможно, что деревья защищают себя от некоторых насекомых, выделяя гормоноподобный материал, который не позволяет личинкам превращаться во взрослую форму, способную к размножению. Выдвигалось предложение использовать ювенильный гормон как средство против размножения насекомых. В экспериментальных условиях опрыскивание гусениц или листьев, которой они питаются, растворами, содержащими ювенильный гормон, предотвращало нормальное окукливание гусениц; при этом не наблюдалось ни дополнительных линек, ни развития гигантских гусениц, а насекомые просто погибали.

Ювенильный гормон подавляет метаморфоз, но не препятствуют линьке, так что личинка до окукливания линяет несколько раз и достигает крупных размеров. На последней личиночной стадии этот гормон не образуется, поэтому очередная линька приводит к окукливанию.

У некоторых групп насекомых *corpora allata* выделяют гормоны, влияющие на ряд других явлений. Эти гормоны регулируют, например, отложение желтка в яйцах и секрецию придаточных желез половой системы. У некоторых тараканов самка привлекает самца при помощи феромона (разд. 291), образование и выделение которого находится под контролем одного из гормонов *corpora allata*.

Куколки некоторых бабочек, например шелкопряда (*Platysamia cecropia*), в течение зимы находятся в состоянии покоя, при котором все процессы развития приостановлены (так называемая *диапауза*). Если только что образовавшуюся куколку содержать при температуре $24^{\circ}C$, то она в течение 5 или 6 мес будет находиться в состоянии диапаузы и только после этого развитие ее возобновится; если же сначала выдержать ее 6 нед при $4^{\circ}C$, а затем вновь поместить в обычные условия ($24^{\circ}C$), то развитие возобновится сразу же. Таким образом, охлаждение вызывает возобновление процессов развития: холод заставляет интерцеребральные железы выделять проторакотропный гормон; если эти железы извлечь, подвергнуть охлаждению и пересадить находящейся на стадии диапаузы куколке, не подвергавшейся охлаждению, то эта куколка начнет развиваться дальше.

У ракообразных линька находится под контролем гормона, который накапливается в *синусной железе*, расположенной в глазном стебельке (рис. 432). Эта железа содержит несколько различных гормонов, один из которых регулирует линьку. Синусная железа образована расширенными кончиками аксонов, лежащими вокруг кровеносного синуса. Тела нервных клеток, которым принадлежат эти аксоны, расположены на некотором расстоянии в том же глазном стебельке, в *X-органе*. Гормон образуется в телах клеток X-органа и переходит по их аксонам в синусную железу, где он накапливается и откуда выделяется в кровь. Если у краба или другого ракообразного удалить глазные стебельки, то обычно происходит линька; это указывает на то, что гормон, образующийся

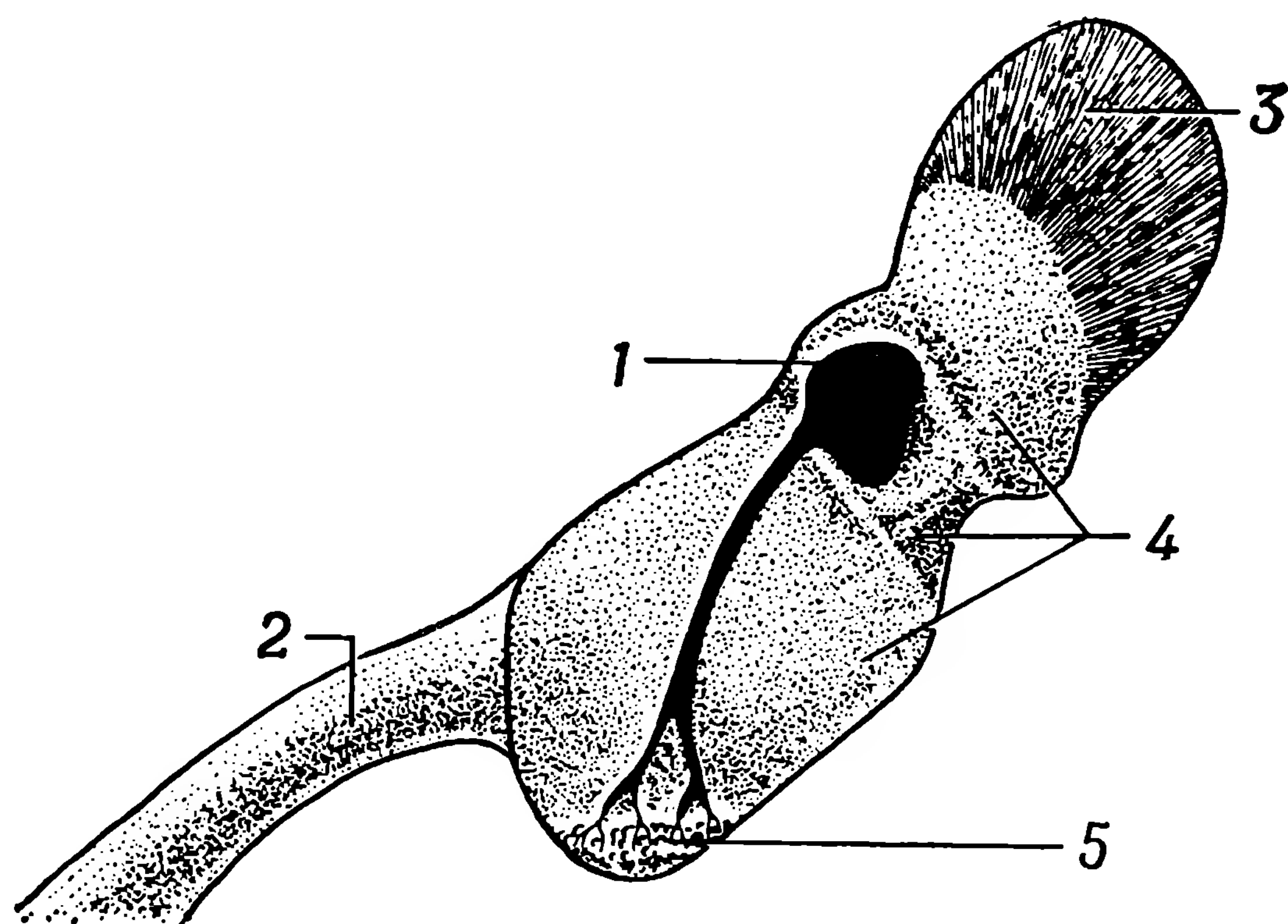


Рис. 432. Схема расположения синусной железы и X-органа в глазном стебельке краба.

1 — синусная железа; 2 — соединение с мозгом; 3 — ретинулы сложного глаза; 4 — части зрительного ганглия; 5 — X-орган.

в X-органе и выделяемый синусной железой, *подавляет* линьку. Гормон, *стимулирующий* линьку, вырабатывается в другой эндокринной железе — в Y-органе, который расположен у основания крупных мышц мандибул и состоит из рыхлых эктодермальных клеточных тяжей. Если впрыснуть ракообразному экдизон, выделенный из насекомых, то он также вызовет линьку; вероятно, гормон, выделяемый Y-органом, — это либо экдизон, либо другой очень сходный с ним стероид. Гормон X-органа предотвращает линьку, подавляя секрецию линичного гормона (экдизона) Y-органом.

289. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Для нормальной жизнедеятельности сложного организма, например человека, необходима, помимо всего прочего, координация между множеством возможных метаболических реакций. Скорость каждой из этих реакций должна повышаться или понижаться в ответ на те или иные изменения в окружающей среде. Частично эти скорости определяются кинетическими свойствами ферментов: они повышаются или понижаются в соответствии с изменениями концентраций субстратов и кофакторов. Например, глюкозо-6-фосфат может превращаться в печени в глюкозо-1-фосфат, фруктозо-6-фосфат, 6-фосфоглюконовую кислоту или свободную глюкозу (рис. 433); каждую из этих реакций катализирует особый фермент, и скорость каждой из них зависит от *сродства* соответствующего фермента к глюкозо-6-фосфату и от *максимальной скорости* данной ферментативной реакции при полном насыщении фермента суб-

стратом. Одно лишь изменение концентрации глюкозо-6-фосфата приведет не просто к сдвигу скоростей метаболических реакций, но и к изменению самого направления процессов обмена. При малых концентрациях глюкозо-6-фосфата субстратом будет насыщен только один фермент — *глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа* (обладающая наибольшим сродством к субстрату), и имеющийся в небольшом количестве глюкозо-6-фосфат почти весь будет превращаться в 6-фосфоглюконовую кислоту. При этой низкой концентрации субстрата *глюкозо-6-фосфатаза*, сродство которой к нему очень невелико, вряд ли вообще будет действовать, и лишь ничтожная часть глюкозо-6-фосфата сможет превратиться в свободную глюкозу. При высоких концентрациях глюкозо-6-фосфата, когда все ферменты насыщены субстратом, направление метаболических процессов будет уже определяться соотношением максимальных скоростей реакций всех четырех ферментов. Так как максимальная скорость реакции, катализируемой глюкозо-6-фосфатазой, особенно велика, то при высоких концентрациях глюкозо-6-фосфата большая часть будет превращаться в глюкозу.

Помимо концентраций субстрата и кофакторов, на активность многих ферментов влияет также присутствие других молекул. Например, адениловая кислота (АМФ) повышает, а АТФ тормозит активность *фосфофруктокиназы*, превращающей фруктозо-6-фосфат в фруктозо-1,6-дифосфат (рис. 434). В то же время АМФ тормозит активность *фруктозодифосфатазы* — фермента, катализирующего обратное превращение фруктозо-1,6-дифосфата в фруктозо-6-фосфат. Противоположное влияние АМФ на эти два фермента позволяет избежать одновременного действия их обоих, которое приводило бы к бесполезной трате АТФ в результате его циклического гидролиза. Эти и подобные им взаимодействия, изменяющие активность ферментов, очень сложны, и рассмотрение их не входит в наши задачи; мы упомянули о них лишь затем, чтобы дать представление о многообразии внутриклеточных механизмов, которые могут регулировать метаболические процессы.

На эти регулирующие факторы, определяемые свойствами самих ферментов и изменением их активности под действием метаболитов, накладываются влияния иного рода, обусловленные специфическими гормонами. Некоторые гормоны — тироксин, инсулин, гормон роста и кортизол — оказывают глубокое воздействие на метаболизм самых различных тканей; кроме того, они участвуют в координации между многочисленными метаболическими реакциями, которые могут протекать в этих тканях.

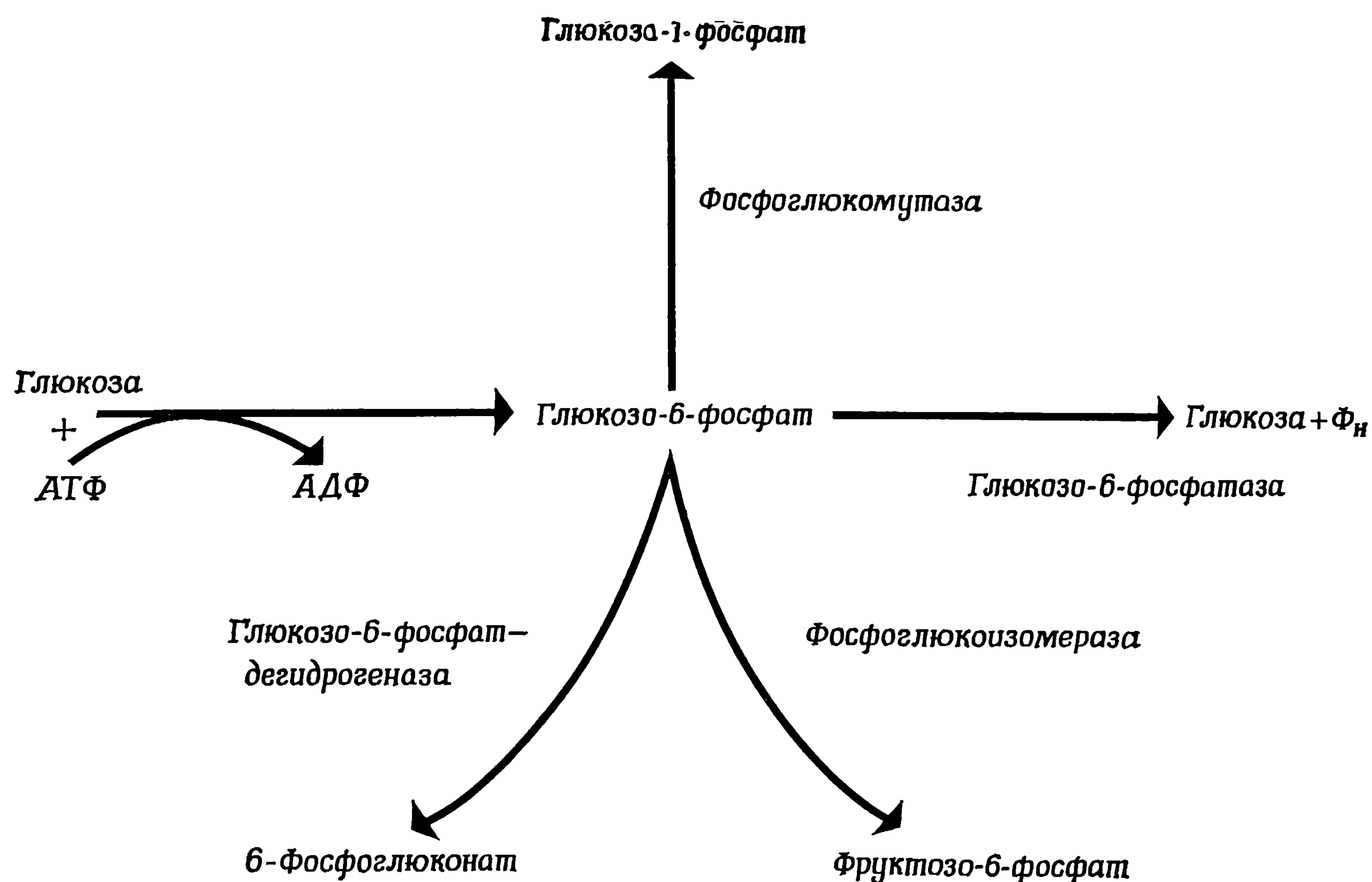


Рис. 433. Схема возможных метаболических превращений глюкозо-6-фосфата в клетке печени млекопитающего.

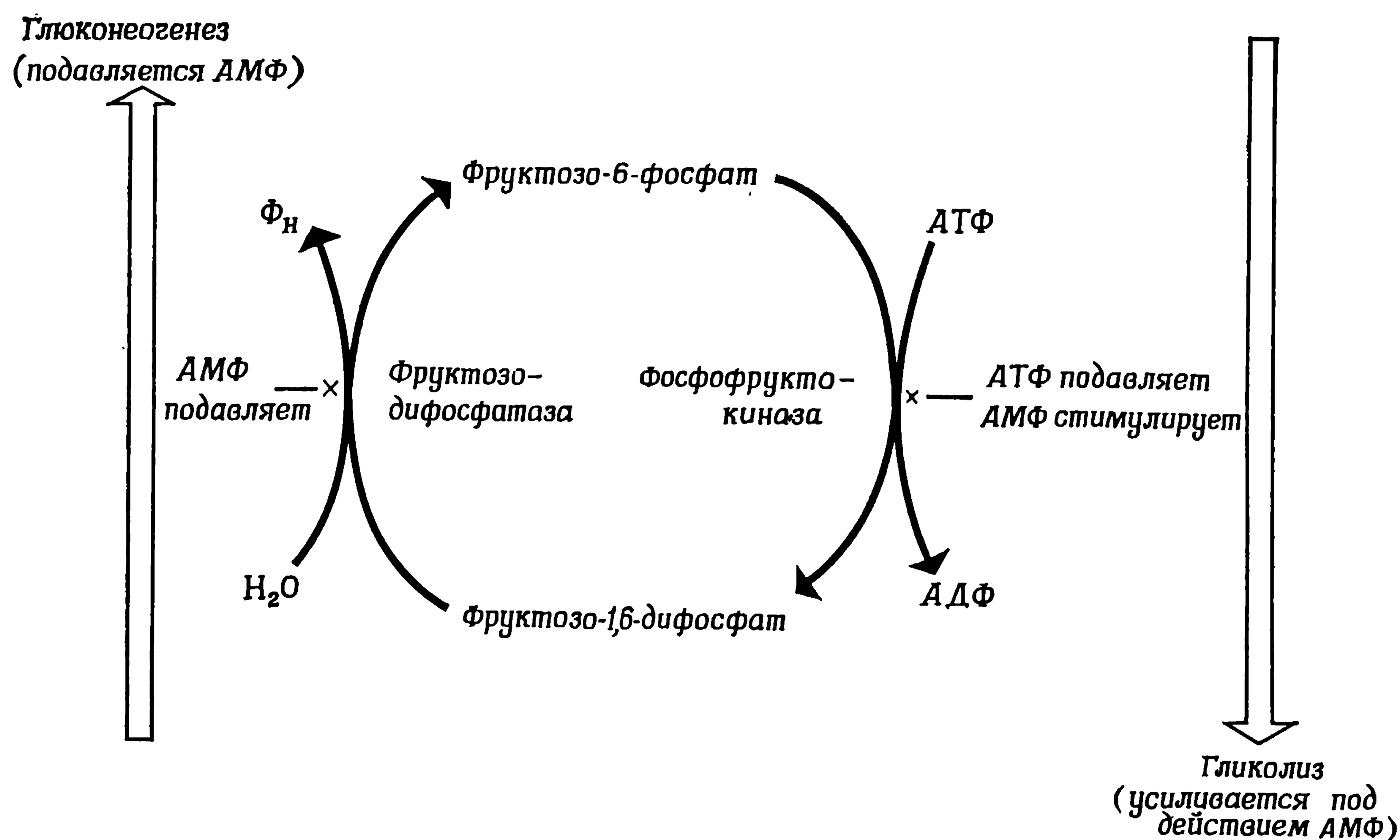


Рис. 434. Изменение активности ферментов фруктозо-1,6-дифосфатазы и фосфофруктокиназы под влиянием адениловой кислоты (АМФ) и аденозинтрифосфата (АТФ).

Большинство позвоночных, например, не могут достигнуть размеров и формы, свойственных нормальной взрослой особи, при отсутствии тироксина. По-видимому, рост скелета регулируется действием тироксина и гормона роста. Хорошо известна роль тироксина в регуляции метаморфоза у амфибий; у других поз-

воночных этот гормон также влияет на рост и дифференцировку, хотя и не столь явным образом. Тироксин и трийодтиронин повышают общую интенсивность обмена и потребление кислорода почти во всех органах и тканях тела. Имеются данные о более чем 100 ферментах, активность которых повышается после введе-

ния тироксина. Поскольку тироксин увеличивает потребление кислорода, а кислород используется главным образом в митохондриях, естественно возникло предположение, что первичный эффект тироксина состоит в изменении структуры и функции митохондрий. И в самом деле, изолированные митохондрии под действием этого гормона набухают. Высокие концентрации тироксина могут вызывать «разобщение» процессов дыхания и фосфорилирования, так что энергия освобождается в виде тепла, вместо того чтобы сохраняться в форме макроэргических фосфатных связей ($\sim\Phi$); однако это явление, вероятно, не имеет отношения к обычному физиологическому действию тироксина.

Повышение уровня основного обмена у больных с гиперфункцией щитовидной железы нельзя объяснить влиянием тироксина на какой-либо один метаболический процесс.

Инсулин регулирует обмен не только углеводов, но также белков и липидов. Он облегчает проникновение глюкозы в клетки мышц и жировой ткани и, кроме того, повышает активность ряда ферментов, например глюкокиназы и гликогенсинтетазы. Под действием инсулина усиливается поглощение клетками аминокислот и включение их в белки. Вместе с тем инсулин ускоряет превращение глюкозы в жирные кислоты и тормозит гидролиз триглицеридов в жировой ткани. При недостатке инсулина, например при *диабете*, периферические ткани не могут использовать глюкозу и мобилизовать жирные кислоты для участия в обмене веществ. Жирные кислоты не расщепляются до конца, и происходит накопление кислых продуктов метаболизма — *кетоновых тел*, что ведет к ацидозу. При тяжелом диабете образование кетоновых тел происходит столь интенсивно, что организм не в состоянии вывести их, и тогда нарастающий ацидоз может привести к коме и к смерти.

Антагонистом инсулина в отношении действия на обмен веществ является кортизол. Он вызывает мобилизацию аминокислот из периферических тканей и ускоряет *глюконеогенез* — превращение углеродных цепей аминокислот в глюкозу и гликоген. Кортизол тормозит использование глюкозы скелетными мышцами и другими периферическими тканями и ускоряет мобилизацию жирных кислот, повышая тем самым образование кетоновых тел. Если у животного, страдающего диабетом, удалить надпочечники (или гипофиз), то вероятность развития у него смертельного ацидоза значительно уменьшится. Кортизол обладает выраженным противовоспалительным действием, но

как это действие связано с его метаболическими эффектами, неясно.

Гормон роста оказывает весьма многообразное воздействие на ткани тела, способствуя поступлению аминокислот в клетки и усиливая синтез белков. Он повышает синтез ДНК и РНК в печени и мышцах и образование коллагена и мукополисахаридов в соединительной ткани и коже. При недостатке гормона роста чувствительность организма к инсулину повышается (данная доза инсулина снижает концентрацию глюкозы в крови сильнее, чем в норме). Содержание мочевины и аминокислот в крови под влиянием гормона роста уменьшается, что отражает усиленное поглощение и использование аминокислот для синтеза белков. Гормон роста понижает скорость превращения азота аминокислот в мочевину; он стимулирует мобилизацию жира из жировой ткани и повышает концентрацию жирных кислот в плазме крови. Действие этого гормона во многих отношениях противоположно действию инсулина.

290. МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Любая теория относительно молекулярного механизма, лежащего в основе специфического действия данного гормона на те или иные ткани, должна дать объяснение высокой *специфичности* многих гормонов и поразительному биологическому эффекту *усиления*, свойственному гормональным процессам. Гормоны циркулируют в крови в очень малых количествах: стероидные гормоны — в концентрациях не более 10^{-9} М, а пептидные и белковые — в концентрации около 10^{-12} М. Различные современные теории о механизме действия гормонов сходятся в том, что гормоны, подойдя к клеточной мембране или проникнув в клетку, вероятно, соединяются с каким-то специфическим *рецептором*. Многие клетки не «распознают» определенных гормонов — видимо, потому, что не обладают рецептором для данного гормона; предполагается, что эти рецепторы высокоспецифичны. Существуют различные гипотезы о природе рецепторов, их локализации и о событиях, происходящих после присоединения к ним молекул гормона. Как показали эксперименты с мечеными стероидными гормонами, в матке имеются специфические белковые рецепторы для эстрадиола, в яйцевом — для прогестерона, в почке — для альдостерона и в предстательной железе — для тестостерона; судя по полученным данным, эти рецепторы находятся в клеточных ядрах.

Способность некоторых гормонов облегчать проникновение в клетку тех или иных веществ

(инсулин, например, стимулирует поглощение глюкозы мышечными клетками) навела на мысль о возможном присоединении гормона к белку или какому-то иному веществу, находящемуся в клеточной мембране. Это могло бы вести к изменениям в молекулярной архитектуре мембраны и как следствие — к изменению ее проницаемости для определенных веществ.

Согласно другой гипотезе, рецептор представляет собой белок, изменяющий свои ферментативные свойства при соединении с гормоном. В настоящее время приобрел популярность вариант этой гипотезы, согласно которому гормон соединяется со специфической *аденилциклазой* и стимулирует образование *циклической 3',5'-адениловой кислоты* из АТФ (разд. 60). Циклический АМФ рассматривается как «второй посредник» в гормональной регуляторной цепи (первым служит сам гормон). Показано, например, что адреналин активирует аденилциклазу в клетках печени (рис. 435). Образующийся в результате этого циклический АМФ служит активатором другого фермента — протеинкиназы, переносящей фосфатную группу с АТФ на третий фермент — фосфорилазакиназу; последняя при этом активируется и может катализировать превращение неактивного четвертого фермента, фосфорилазы *b*, в активную фосфорилазу *a*; наконец, под действием фосфорилазы *a* из гликогена образуется глюкозо-1-фосфат. На каждом из этих последовательных этапов эффект усиливается в 10—100 раз, так что ничтожное количество адреналина приводит к образованию весьма значительного количества глюкозо-1-фосфата.

Согласно третьей общей гипотезе, гормон проникает в ядро и активирует определенные гены, которые были до этого репрессированы (рис. 436). Это приводит к их транскрипции — к образованию новых видов информационной РНК, содержащих код для синтеза новых видов белка. Эта теория тоже позволяет объяснить выраженный эффект «усиления» при воздействии гормонов, так как очень малое количество гормона, «включая» транскрипцию определенного гена, может вызвать образование большого числа молекул информационной РНК и еще большего числа молекул белка. Данные в пользу этой гипотезы были получены при изучении действия эстрадиола на матку, эстрадиола и прогестерона на яйцевод и тестостерона на семенной пузырек. Такого рода механизм лежит, по-видимому, и в основе стимуляции линьки экдизоном.

Расходятся ли обычно гормоны в процессе своего регулирующего воздействия на ткани, еще не ясно. Эстрадиол, стимулируя рост мат-

ки, не расщепляется при этом и не подвергается какому-либо химическому изменению. Гормоны, связанные своими рецепторами, по-видимому, относительно устойчивы, но время жизни гормонов, циркулирующих в крови, сравнительно невелико. Они инактивируются и выводятся из организма, так что их приходится заменять новыми молекулами, синтезируемыми в соответствующей эндокринной железе.

Вряд ли в основе действия всех гормонов лежит один общий молекулярный механизм. Имеются даже данные о том, что некоторые гормоны одновременно действуют несколькими различными способами. Теории, появляющиеся в тот или иной период, обычно отражают общее состояние наших знаний в области клеточной и молекулярной биологии. Теории, предполагающие влияние гормонов на клеточные мембраны, уступили место теориям, связывающим гормональные эффекты с изменением активности ферментов, а те в свою очередь сменились представлениями о действии гормонов на генетический аппарат с последующим синтезом специфических РНК и белков.

291. ФЕРОМОНЫ

В последние годы выяснилось, что на поведение животных могут влиять не только гормоны — вещества, выделяемые во внутреннюю среду эндокринными железами и осуществляющие регуляцию и координацию функций других органов и тканей, — но и *феромоны* — вещества, выделяемые *экзокринными железами* во *внешнюю* среду и влияющие на поведение других *особей* того же вида. Мы привыкли к мысли, что информация может передаваться от одного животного к другому посредством зрительных и слуховых воздействий; феромоны же представляют собой средство передачи сообщений путем воздействия на органы обоняния или вкуса.

Некоторые феромоны каким-то образом действуют на центральную нервную систему реципиента и вызывают немедленную поведенческую реакцию. К таким феромонам относятся *половые аттрактанты* (привлекающие вещества) некоторых бабочек, а также *метчики следов* и *факторы тревоги*, выделяемые муравьями. Другие феромоны обладают более медленным действием и вызывают у реципиента цепь физиологических явлений, влияющих на его рост и дифференцировку. К таким явлениям относятся регуляция роста у саранчи и регуляция числа половых особей и солдат в колониях термитов.

Рис. 435. Механизм действия адреналина (или глюкагона) на углеводный обмен.

Гормон активирует аденилциклазу, катализирующую синтез 3', 5'-аденозинмонофосфата (циклического АМФ); последний активирует протеинкиназу, фосфорилирующую киназу фосфорилазы, которая в свою очередь фосфорилирует и активирует фосфорилазу. Наконец, фосфорилаза вызывает расщепление гликогена и выделение клетками глюкозы.

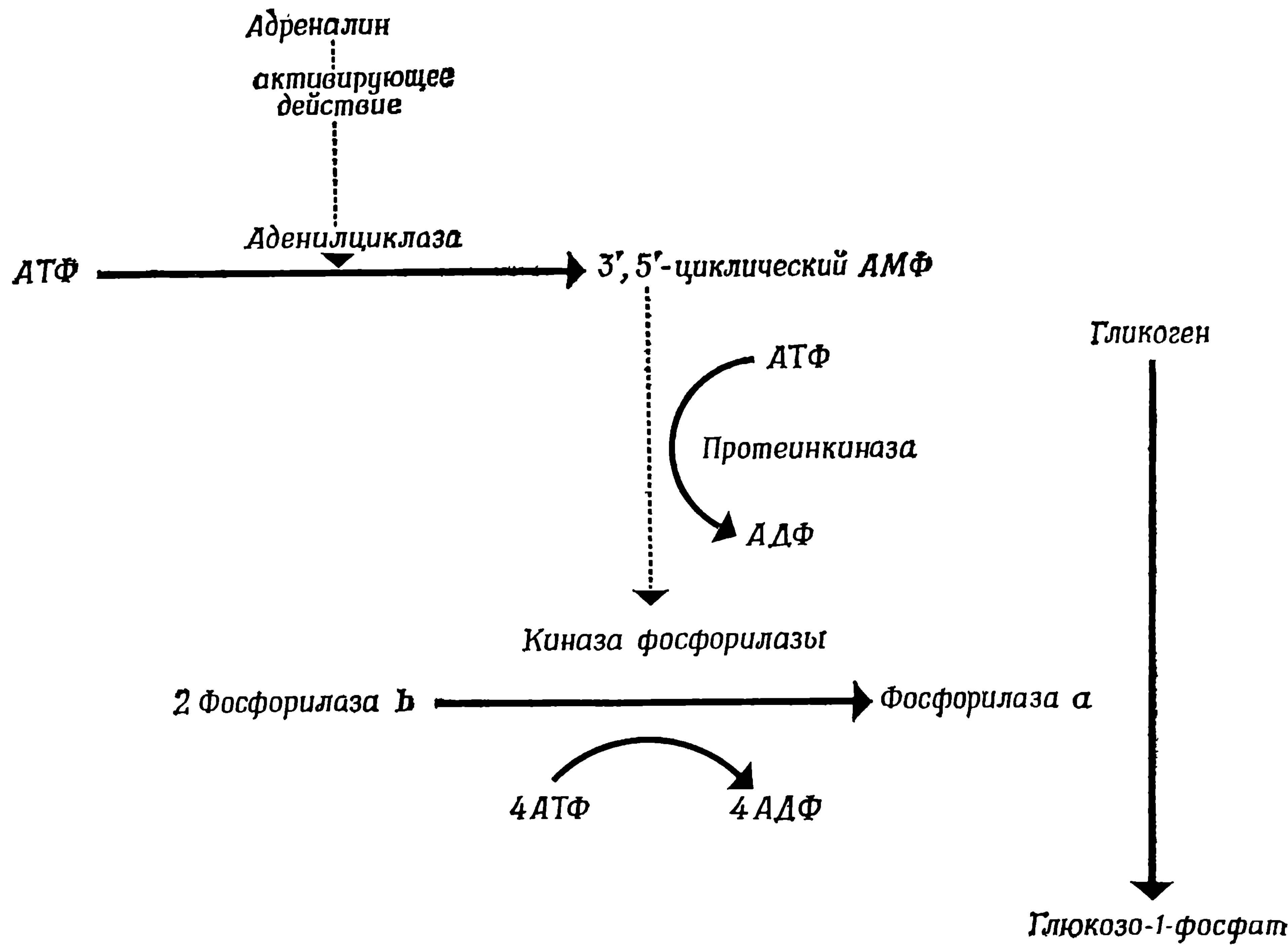
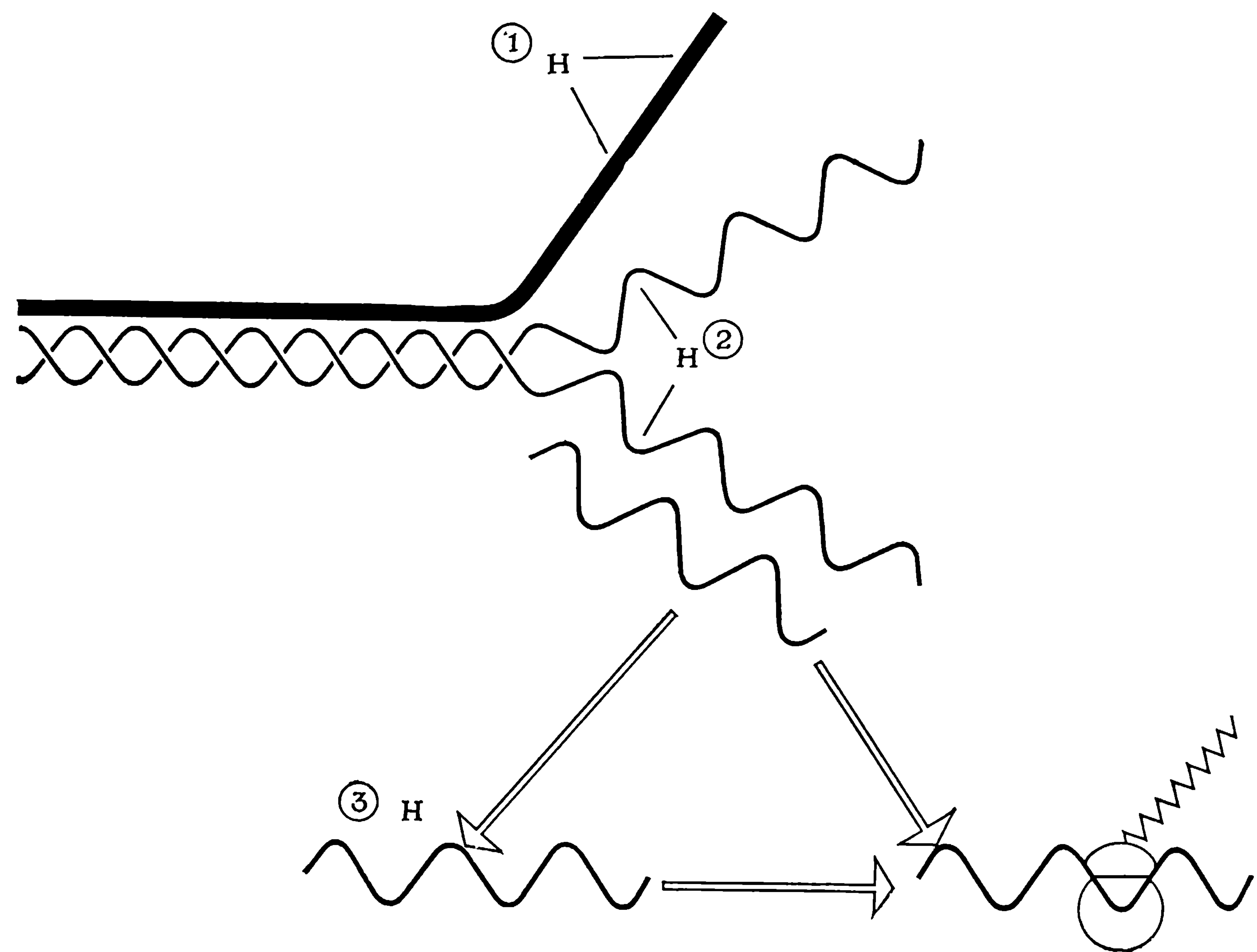


Рис. 436. Схема, иллюстрирующая некоторые из возможных механизмов действия гормона на транскрипцию генетического материала.

Гормон соединяется с гистоном (1) или иным белком, связанным с ДНК; гормон взаимодействует с самой ДНК (2), и, наконец, гормон присоединяется к специфической информационной РНК (3) и предохраняет ее от инактивации.



Одна из самых интересных групп феромонов — это половые аттрактанты бабочек. Некоторые из них выделены и идентифицированы, например *бомбикол* — спирт с 16 атомами углерода и двумя двойными связями, секретлируемый самками тутового шелкопряда, или *джиплюр* — 10-ацетокси- Δ^7 -гексадеценол, выделяемый самками непарного шелкопряда. В антеннах самцов тутового шелкопряда имеются чрезвычайно чувствительные рецепторы для восприятия аттрактантов. Можно зарегистрировать нервные импульсы, приходящие от антенн; такие «электроантеннограммы» показывают, что специфическую реакцию вызывает только бомбикол, а не другие вещества. Самец не может определить направление к источнику бомбикола по концентрационному градиенту, так как молекулы аттрактанта распределены почти равномерно (какой-то градиент существует лишь в радиусе нескольких метров от источника аттрактанта). При легком ветре аттрактант, выделяемый одной самкой, распространяется на расстояние нескольких километров в длину и полосой до 200 м в ширину. У каждой самки имеется в среднем около 0,01 мг полового аттрактанта. Можно показать экспериментальным путем, что всего лишь 10 000 молекул аттрактанта, распространяясь из источника, расположенного на расстоянии 1 см от самца, уже вызывают надлежащую реакцию. Самец получает при этом, возможно, лишь несколько сот молекул, а может быть, и меньше. Таким образом, аттрактанта, выделяемого одной самкой, хватило бы для того, чтобы стимулировать больше миллиарда самцов! Молекулы аттрактантов, как правило, довольно крупные (10—17 углеродных атомов), что и обуславливает высокую специфичность этих веществ.

Половой аттрактант американского таракана — это в отличие от бомбикола и джиплюра не спирт с длинной цепью, а вещество с центральным кольцом из трех атомов углерода, к которому присоединены метильные группы и одна пропаноксигруппа. Проводились опыты по использованию половых аттрактантов в качестве специфических «инсектицидов». Помещая половой аттрактант на колышки, расставленные по всему полю на расстоянии 10 м друг от друга, исследователи насыщали им воздух; это дезориентировало самцов и сильно снижало их шансы на встречу с самкой и спаривание с нею.

Муравьи *Solenopsis geminata*, нашедшие пищу, возвращаясь к гнезду, выделяют метчики следов, благодаря которым другие муравьи могут найти дорогу к пище. Спустя 2 мин этот феромон улетучивается, и поэтому муравьев не могут сбить с правильного пути старые следы.

Будучи потревожены, муравьи также выделяют особые вещества, которые действуют как сигнал опасности на других муравьев, находящихся поблизости. Эти факторы тревоги имеют более низкую молекулярную массу, чем половые аттрактанты, и менее специфичны, так что на одно и то же вещество реагируют представители нескольких различных видов.

Рабочие пчелы, нашедшие корм, выделяют *гераниол* — спирт с разветвленной цепью из 10 углеродных атомов, — чтобы привлечь других рабочих пчел; это дополняет информацию, передаваемую с помощью виляющего танца (см. разд. 332). Пчелиные матки секретлируют 9-кетодекановую кислоту; когда рабочие пчелы слизывают это вещество, оно вызывает у них подавление развития яичников и способности строить маточные ячейки, в которых можно было бы вывести новых маток. Эта кислота служит также половым аттрактантом для трутней во время брачного полета.

У таких общественных насекомых, как муравьи, пчелы и термиты, феромоны играют важную роль в регуляции состава колонии и координации деятельности ее членов. В колонии термитов имеется ряд морфологически различных форм: царица, самцы, «солдаты» и нимфы, или рабочие особи. Все они развиваются из оплодотворенных яиц; однако царицы, самцы и солдаты выделяют особые ингибиторы — феромоны, которые действуют на *corpus allatum* нимф и тормозят превращение их в специализированные формы. Если царица умирает, то выделение «противоматочного» феромона прекращается и одна или несколько нимф развиваются в маток. Члены колонии оставляют в живых только одну царицу, а остальных съедают. Точно так же при гибели самца или уменьшении числа солдат другие нимфы превращаются в специализированных особей и замещают их. У самцов перелетной саранчи поверхность тела выделяет вещество, ускоряющее рост молодых особей.

Феромоны встречаются не только у насекомых, но и у млекопитающих. Если в одну клетку поместить четырех или более самок мышей, то у них сильно увеличится частота случаев ложной беременности. Однако если удалить у них обонятельные луковицы, то этого не наблюдается. Если поместить в одну клетку еще больше самок, их эстральные циклы нарушаются. Но если в ту же клетку поместить одного самца, то его запах может вызвать появление и синхронизацию эстральных циклов («эффект Уиттена») и уменьшить частоту нарушений в функционировании органов размножения. Еще более любопытно, что запах «чужого» сам-

ца может блокировать развитие беременности у недавно забеременевшей мыши («эффект Брюса»). Нервные импульсы от слизистой носа приходят в гипоталамус и тормозят выделение фактора, стимулирующего секрецию пролактина. Отсутствие пролактина ведет к рассасыванию желтых тел, что препятствует имплантации оплодотворенных яйцеклеток.

Вопрос о существовании феромонов у человека

остается открытым. Имеются интересные данные о том, что запах 14-окситетрадекановой кислоты ясно различают только женщины, достигшие половой зрелости, причем наибольшая чувствительность к нему отмечается в период овуляции! Мужчины и девочки сравнительно мало чувствительны к запаху этого вещества; мужчины становились более восприимчивыми к нему после введения им эстрогена.

ОРГАНЫ ЧУВСТВ И РЕЦЕПТОРЫ

292. ФУНКЦИЯ ОРГАНОВ ЧУВСТВ

Для того чтобы регулировать свои реакции при разного рода изменениях во внутренней и внешней среде, организм должен иметь возможность обнаруживать такие изменения. Эту функцию выполняют органы чувств, которые, кроме того, передают информацию о характере обнаруженных изменений в центральную нервную систему.

Орган чувств не мог бы служить источником сколько-нибудь существенной информации, если бы он одинаково реагировал на любое внешнее изменение. Организму необходимо получать сведения о характере изменения, т. е. знать, произошло ли изменение концентрации сахара в крови, повышение температуры или же внезапно появился хищник. Вряд ли можно представить себе такой орган чувств, который мог бы один адекватно реагировать на все эти столь разнородные события; поэтому в процессе эволюции выработались специфические органы, из которых одни реагируют на свет, другие — на химические воздействия и т. д.

Ни один орган чувств не мог бы приносить большой пользы, если бы он реагировал только на резкие изменения. Однако, с другой стороны, если бы его чувствительность была столь велика, что он отмечал бы движение каждой молекулы или электрона, то вместо полезной информации он передавал бы один только «шум». Легко представить себе, в каком хаосе звуков нам пришлось бы жить, если бы ухо улавливало тепловое движение молекул у поверхности барабанной перепонки. Каждый орган чувств должен обеспечивать оптимальное соотношение между полезным сигналом и «шумом».

Помимо специфичности и оптимальной (но не максимальной) чувствительности, орган чувств должен уметь различать и регистрировать не только появление и исчезновение раздражителя, но также его величину (силу), скорость и направление его изменения.

Каждый орган чувств — это специализированное образование, состоящее из одной или большого числа рецепторных клеток (элемен-

тарных рецепторов) и различных вспомогательных структур. Например, в глазу позвоночного рецепторами служат *палочки* и *колбочки*, а вспомогательными структурами — *роговица*, *хрусталик*, *радужная оболочка* и *цилиарные мышцы* (рис. 459). Некоторые из перечисленных выше свойств присущи самому рецептору, другие зависят от вспомогательных структур. Без хрусталика многое оставалось бы недоступным для глаза, т. е. в данном случае вспомогательная структура расширяет круг явлений, доступных восприятию. Но вспомогательная структура может действовать и как фильтр, ограничивающий рецепцию; например, человек не видит ультрафиолетовые лучи, так как они отфильтровываются на пути к сетчатке, которая сама по себе чувствительна к ним. В отличие от этого в глазах насекомых нет фильтров, задерживающих ультрафиолетовые лучи, и восприятие последних играет важную роль в жизни этих существ.

Значение вспомогательных структур особенно очевидно в случае механорецепции, где они влияют на чувствительность и определяют, какие именно параметры раздражителя будут регистрироваться рецептором. У беспозвоночных, например, один механорецептор может быть чувствителен лишь к грубому прикосновению, так как он соединен с толстой, жесткой щетинкой, тогда как другой может служить слуховым рецептором, будучи связан с тонким нитевидным волоском, способным колебаться под действием звуковых волн. Слуховым органом такого типа служат, например, волоски на церках (парных придатках на заднем конце брюшка) у сверчков.

Рецепторы — это обычно нервные клетки, аксоны которых идут прямо в центральную нервную систему или же образуют синапсы с одним или несколькими вставочными нейронами, передающими импульсы в мозг. Некоторые рецепторы (например, во вкусовых почках млекопитающих) представляют собой видоизмененные эпителиальные клетки, соединенные с одной или несколькими нервными клетками (рис. 453 и 454).

293. ПРОЦЕССЫ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В РЕЦЕПТОРАХ

Орган чувств выполняет две функции: он воспринимает раздражение и передает информацию в центральную нервную систему. В тех органах чувств, где рецептором служит *первичный нейрон*, он выполняет обе эти функции; если же рецептором служит эпителиальная клетка, она воспринимает раздражение (т. е. осуществляет собственно *рецепцию*), информацию же передает соединенный с ней нейрон.

Акт рецепции — восприятие раздражителя — всегда связан с поглощением из окружающей среды небольшого количества энергии. Каждый вид рецепторов специально приспособлен для поглощения определенной формы энергии, которую он воспринимает более эффективно, чем другие формы. Палочки и колбочки сетчатки поглощают фотоны, обладающие определенной энергией. Терморецепторы реагируют на тепловую энергию, которая передается им путем излучения, проведения или конвекции. Рецепция электрического раздражения связана с поглощением энергии электронов, а вкусового или обонятельного — с освобождением потенциальной энергии, обусловленной притяжением и отталкиванием атомов. Очевидно, что каждый рецептор обладает некоторой внутренней присущей ему специфичностью.

Различные виды энергии, получаемой из внешней среды, служат «пусковыми сигналами» для выполнения рецепторами биологической работы, которая связана с преобразованием метаболической энергии в электрическую. Это лучше всего пояснить на примере какого-нибудь очень простого органа чувств, вроде осязательного волоска насекомого. Такой волосок вместе с клеткой, с которой он соединен, образует отдельный, законченный орган чувств (рис. 437). Рецептором здесь служит *биполярный нейрон*, расположенный у основания волоска; дендрит этого нейрона прикреплен к волоску около места его сочленения с кутикулой, а аксон направляется прямо в центральную нервную систему, не образуя на своем пути синапсов. При отсутствии раздражения в этом нейроне имеется постоянный потенциал покоя, т. е. существует разность потенциалов между внутриклеточной и внеклеточной жидкостями; она обусловлена различиями в ионном составе этих жидкостей, разделенных полупроницаемой клеточной мембраной, и поддерживается за счет метаболической работы, которую производит клетка. Если прикоснуться к волоску, основание его слегка поворачивается в месте сочленения с кутикулой и механически деформирует дендрит. В результате этой деформации, которая и служит непосредственным раздражителем,

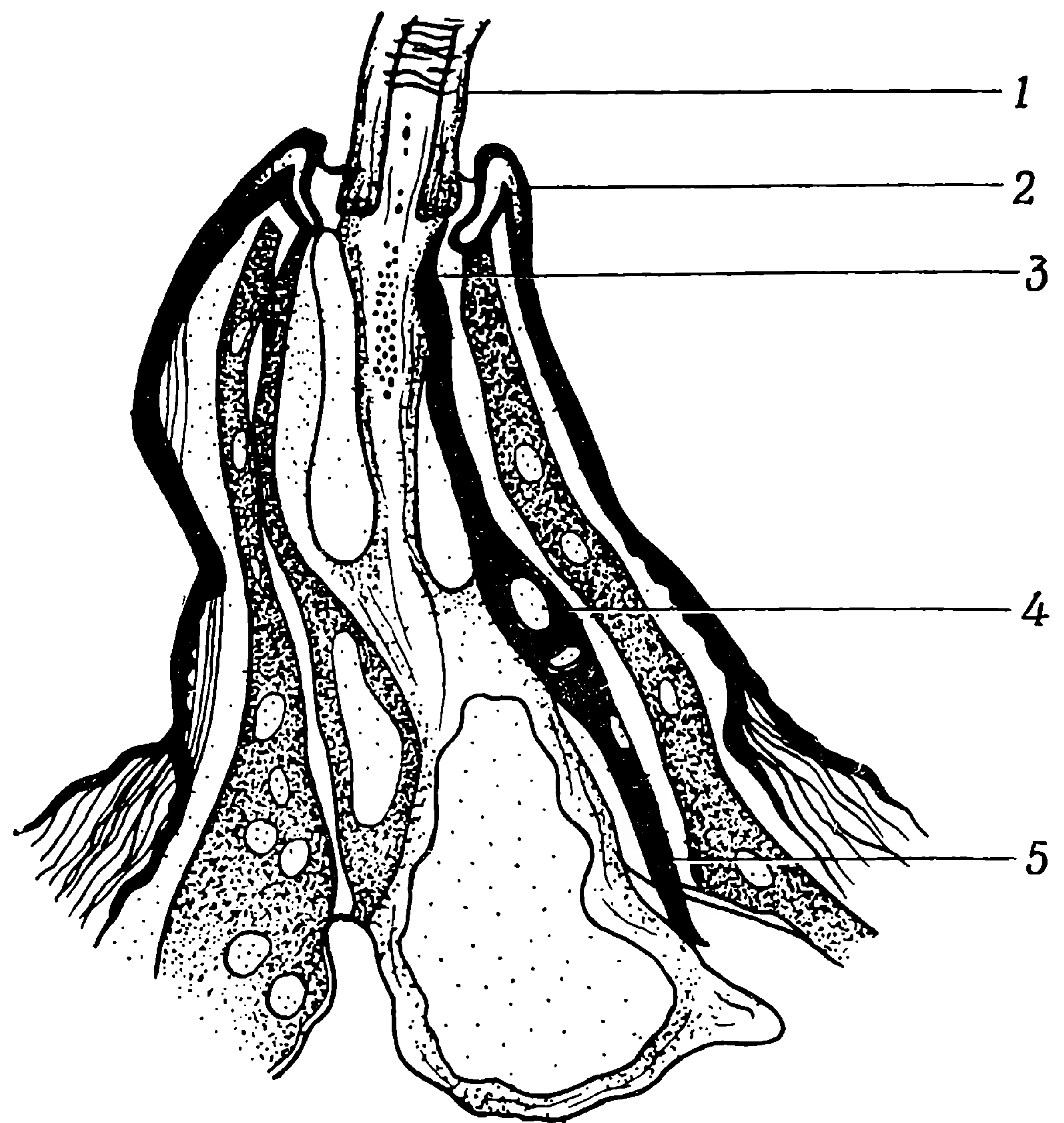


Рис. 437. Осязательный волосок гусеницы.

Дендрит биполярного нейрона (механорецептора) прикреплен к основанию волоска в том месте, где оно образует сочленение с кутикулой. 1 — волосок; 2 — сочленение; 3 — место прикрепления дендрита; 4 — ядро биполярного нейрона; 5 — аксон.

лем, мембрана дендрита становится проницаемой для ионов и разность потенциалов по обе ее стороны уменьшается, исчезает или увеличивается. Если она уменьшилась или исчезла, говорят, что клетка *деполяризована*; если же разность потенциалов возросла, то говорят, что клетка *гиперполяризована*. Состояние деполяризации, вызванное раздражением, называется *рецепторным потенциалом*; этот потенциал сравнительно медленно распространяется по дендриту, затухая по экспоненциальному закону. При деполяризации определенного участка нейрона (*аксонного холмика*) возникают *потенциалы действия* — нервные импульсы, которые направляются по аксону в центральную нервную систему. Таким образом, этот первичный рецепторный нейрон выполняет все существенные функции органа чувств: он регистрирует некоторое событие во внешней среде (силу, действующую на волосок); вырабатывает электрическую энергию за счет энергии обмена веществ (генерирует рецепторный потенциал) и, наконец, передает информацию (посылает импульсы) в центральную нервную систему. Подобным же образом, если не считать второстепенных отличий, функционируют все рецепторы.

Отношения между раздражителем, рецепторным потенциалом и потенциалами действия

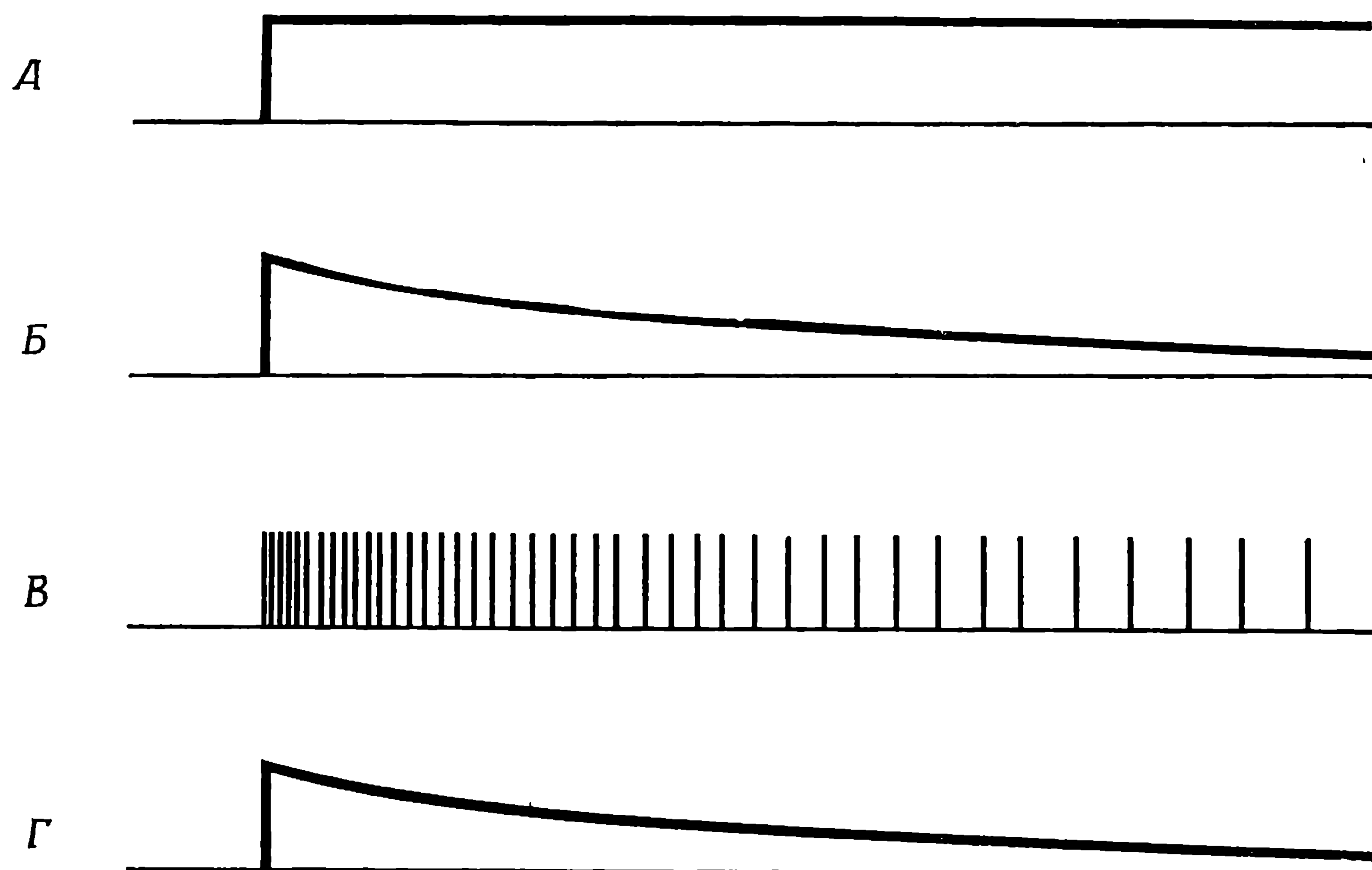


Рис. 438. Схематические графики, показывающие отношения между раздражителем, рецепторным потенциалом, потенциалами действия и ощущением.

А. Раздражитель (изменение во внешней среде). Б. Процесс возбуждения в рецепторе. В. Нервные импульсы в афферентном волокне. Г. Ощущение.

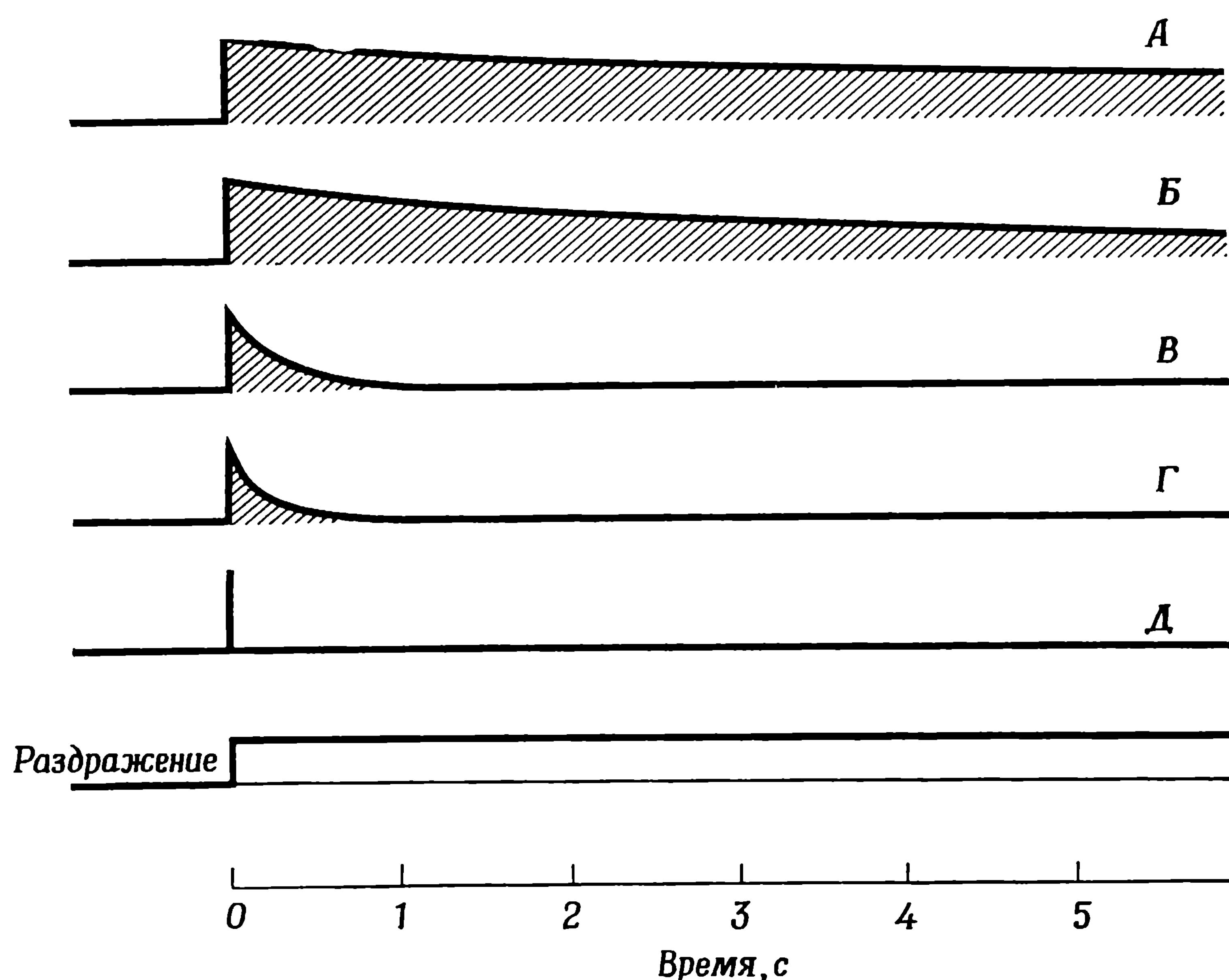


Рис. 439. Адаптация различных рецепторов и нервного волокна при постоянной силе раздражителя.

Ординаты кривых соответствуют частоте импульсов. А. Мышечное веретено (лягушки). Б. Барорецептор (кошки). В. Рецептор прикосновения. Г. Осязательные волоски. Д. Нервное волокно.

схематически представлены на рис. 438. Амплитуда (величина) и длительность рецепторного потенциала зависят от *силы* и *длительности* раздражителя. Сильный раздражитель вызывает большую деполяризацию рецепторной мембраны, чем слабый. При раздражении возникает не один, а много потенциалов действия, следующих друг за другом, и частота их зависит от величины рецепторного потенциала: чем больше эта величина, тем выше частота импульсного разряда. Поэтому сила раздражителя находит свое отражение в *частоте* импуль-

сов. Амплитуда отдельного потенциала действия никак не зависит от силы стимула; она характерна для данного нейрона при обычных условиях его функционирования.

Следует помнить, что потенциал действия возникает по закону «все или ничего». Напротив, рецепторный потенциал представляет собой *градуальную* реакцию, т. е. может иметь любое значение в некотором диапазоне. Потенциалы действия возникают в рецепторе под влиянием раздражения, но их зависимость от раздражителя на этом кончается. Дело обстоит здесь

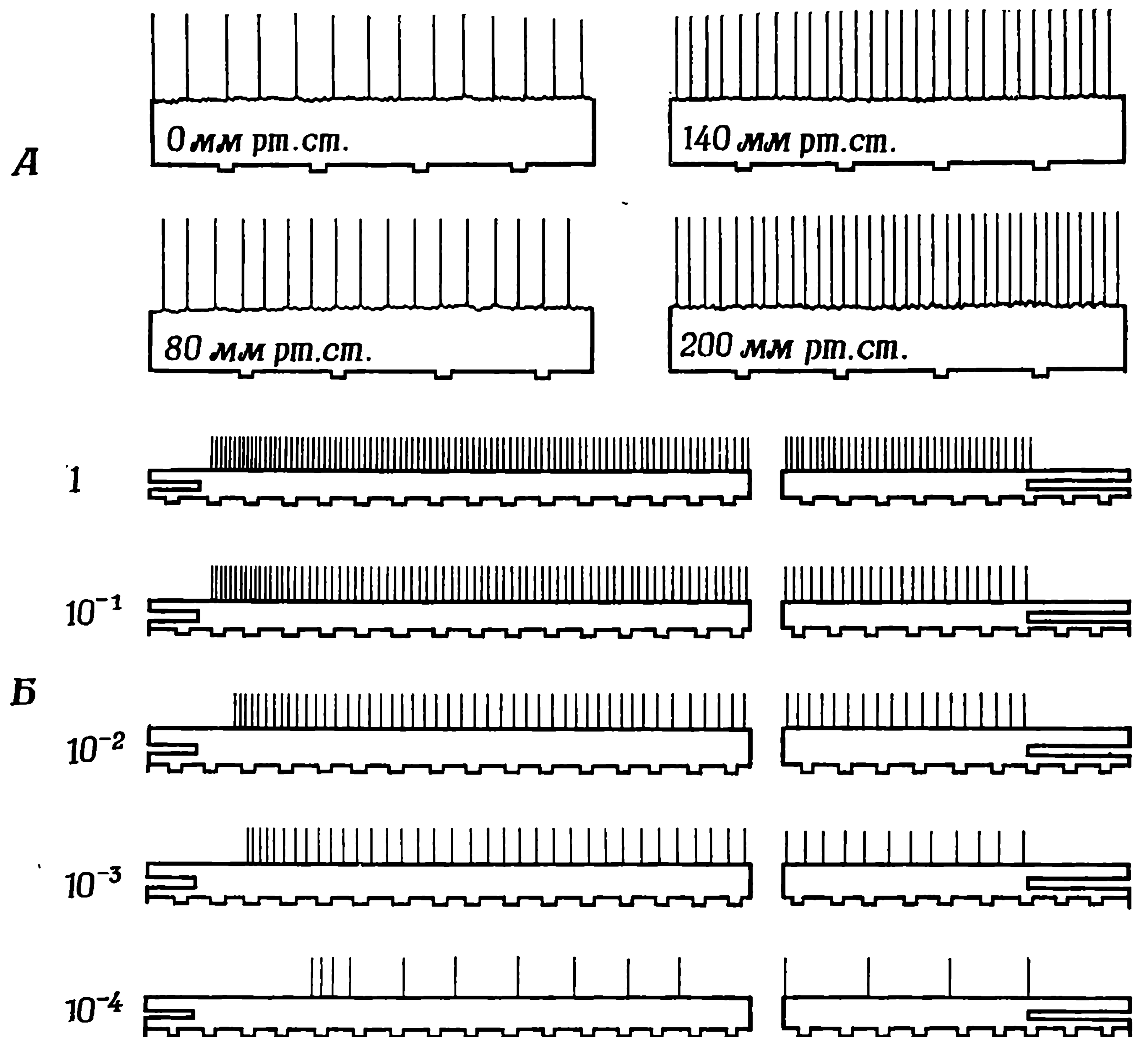


Рис. 440. Зависимость частоты импульсного разряда в чувствительных нервных волокнах от силы раздражения.

А. Разряд в нервном волокне от барорецептора каротидного синуса при различном давлении крови в сонной артерии. Б. Разряд в одиночном нервном волокне от зрительного рецептора в глазу мечехвоста при различном уровне освещенности. Период воздействия раздражителя указан внизу.

примерно так же, как при горении бикфордова шнура. Раздражитель можно сравнить с пламенем спички: после того как оно нагреет конец шнура до точки воспламенения, шнур начинает гореть, используя в дальнейшем собственную энергию для разогрева последующих участков. Таким образом, «сигнал» проходит по всей длине шнура, уже не будучи непосредственно связан со спичкой.

Хотя раздражитель может продолжать действовать с первоначальной силой, ни рецепторный потенциал, ни потенциал действия не остаются неизменными. Рецепторный потенциал постепенно уменьшается, а в результате снижается и частота импульсов (рис. 438 и 439). Это явление называют *адаптацией*. Некоторые рецепторы адаптируются очень быстро и полностью (т. е. до полного прекращения реакции), у других адаптация происходит медленнее (рис. 439). Замедленная и неполная адаптация рецепторов, реагирующих на изменение позы, целесообразна, так как для сохранения позы требуется непрерывный сенсорный контроль.

294. СЕНСОРНЫЙ КОД И ОЩУЩЕНИЕ

Потенциалы действия служат кодом, с помощью которого органы чувств «информируют» центральную нервную систему о тех или иных

событиях, происходящих во внутренней или внешней среде. Все события кодируются одним и тем же способом. Свет с длиной волны 400 нм (синий цвет), молекулы сахара и звуковые волны частотой 440 Гц (тон «ля» первой октавы) вызывают появление потенциалов действия, которые направляются в мозг по соответствующим нервам, и все эти потенциалы действия совершенно одинаковы; сравните, например, импульсы от барорецепторов каротидного синуса и от зрительного рецептора мечехвоста (рис. 440). Но если это так, то каким же образом организм может правильно ориентироваться в окружающей обстановке?

Как мы уже говорили, частота, с которой следуют друг за другом потенциалы действия, соответствует интенсивности раздражения. Поскольку каждый рецептор в нормальных условиях реагирует только на стимулы одного определенного типа (на свет, звук, вкус и т. д.), сигналы, поступающие в центральную нервную систему по данному нерву, всегда интерпретируются как сообщение о том, что появился соответствующий раздражитель. Иными словами, этот способ кодирования состоит в использовании специфических входов — в том, что сигналы, имеющие определенное значение, поступают в определенные участки мозга. Ин-

терпретация сигнала (или — в субъективном плане у человека — качество ощущения) зависит от того, какие из центральных вставочных нейронов получают данный сигнал. Ощущение, когда оно имеет место, возникает в головном мозгу. Палочки и колбочки ничего не видят: «видеть» может только система, включающая определенную комбинацию палочек, колбочек и мозговых центров. Кроме того, многие сенсорные сигналы вообще не вызывают ощущений; например, хеморецепторы каротидного синуса и гипоталамуса регистрируют внутренние изменения, происходящие в теле человека, но их реакции никогда не доходят до нашего сознания. Способ кодирования, основанный на специфичности входов, можно пояснить следующим сравнением: предположим, что в доме имеется два телефона — красный, соединенный прямым проводом с пожарной частью, и синий, соединенный с полицейским участком; при этом всякий раз, когда зазвонит красный телефон, это будет восприниматься как звонок из пожарной части, независимо от того, кто будет находиться у телефона на другом конце линии.

Определение *пространственной локализации* раздражителей, воздействующих на тело, особенно механических и болевых, также основано на различиях в «пунктах назначения» соответствующих афферентных импульсов в головном мозгу. Роль головного мозга в возникновении ощущений и в их субъективной локализации особенно ясно выступает в наблюдаемом иногда явлении «отраженных» болей. Хорошо известным примером служат ощущения людей при стенокардии; такие больные часто жалуются на боли в плече, в верхней части груди или в левой руке, с ее внутренней стороны. На самом деле сенсорные импульсы возникают в сердце, но они приходят в тот же участок мозга, что и импульсы, действительно возникающие в плече, грудной клетке или руке.

Существует еще один способ кодирования сенсорной информации, который можно было бы назвать «перекрестным» (cross-fiber patterning) (рис. 455). Вероятно, именно такой способ используется в обонятельной системе. Орган обоняния вряд ли содержит специфические рецепторы для каждого из тысяч индивидуальных запахов, которые он способен распознать. Судя по некоторым данным, существует лишь ограниченное число различных типов обонятельных рецепторов, и каждый из них реагирует на некоторый «спектр» запахов. Эти спектры перекрываются, так что здесь нет строгой специфичности; поэтому восприятие различных характерных запахов, вероятно, зависит

от общей картины распределения возбуждения между нервными волокнами, реагирующими одновременно.

Судя по некоторым данным, кодирование различных раздражителей может быть также основано на том, что потенциалы действия, возникающие в отдельном нейроне, определенным образом *распределены во времени*. Например, одиночные вкусовые рецепторы мух реагируют на соль равномерной импульсацией постоянной частоты, а на кислоту — нерегулярным импульсным разрядом.

У беспозвоночных аксоны сенсорных нейронов обычно идут прямо в центральную нервную систему, не образуя на пути синапсов, так что

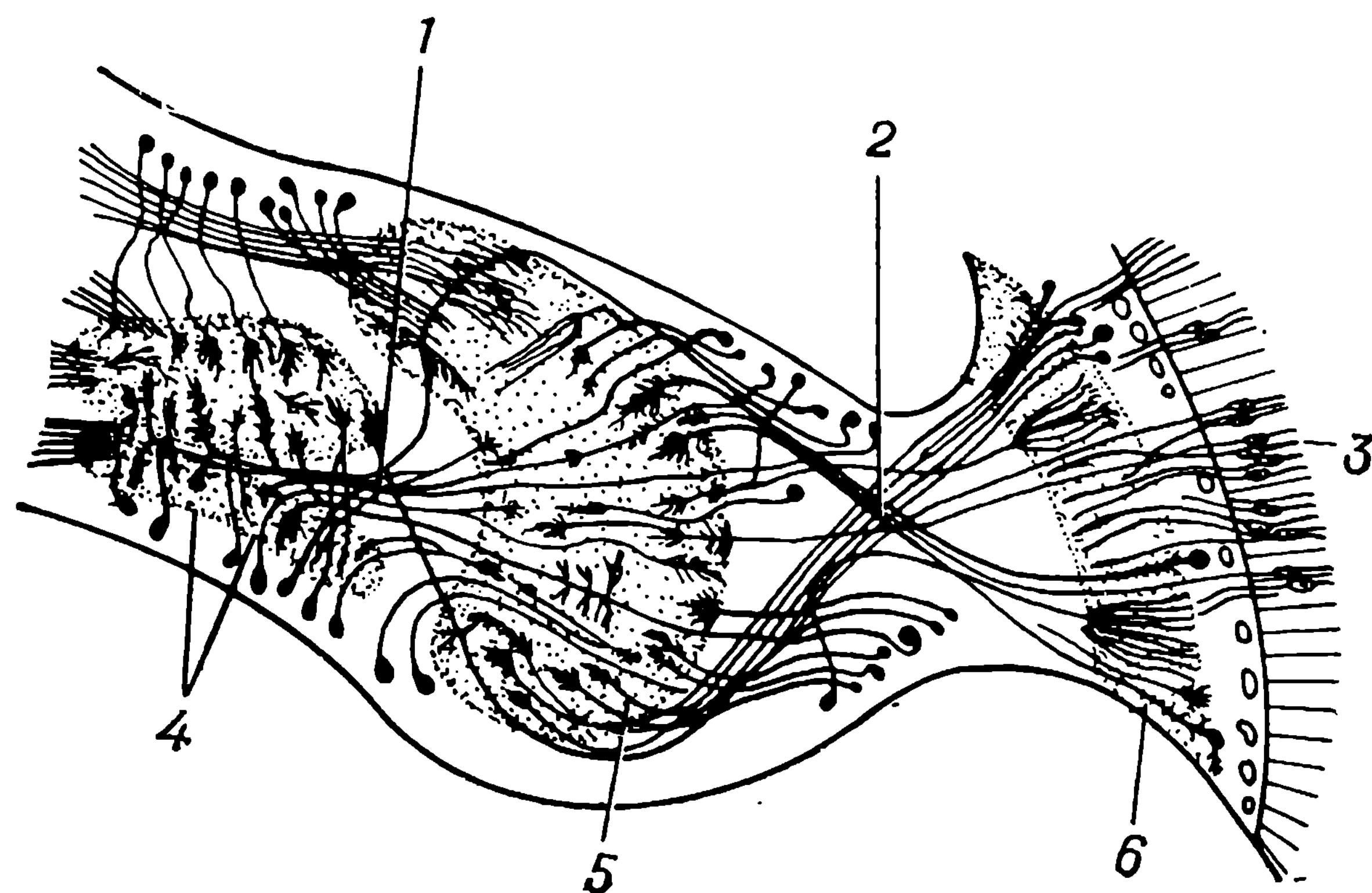


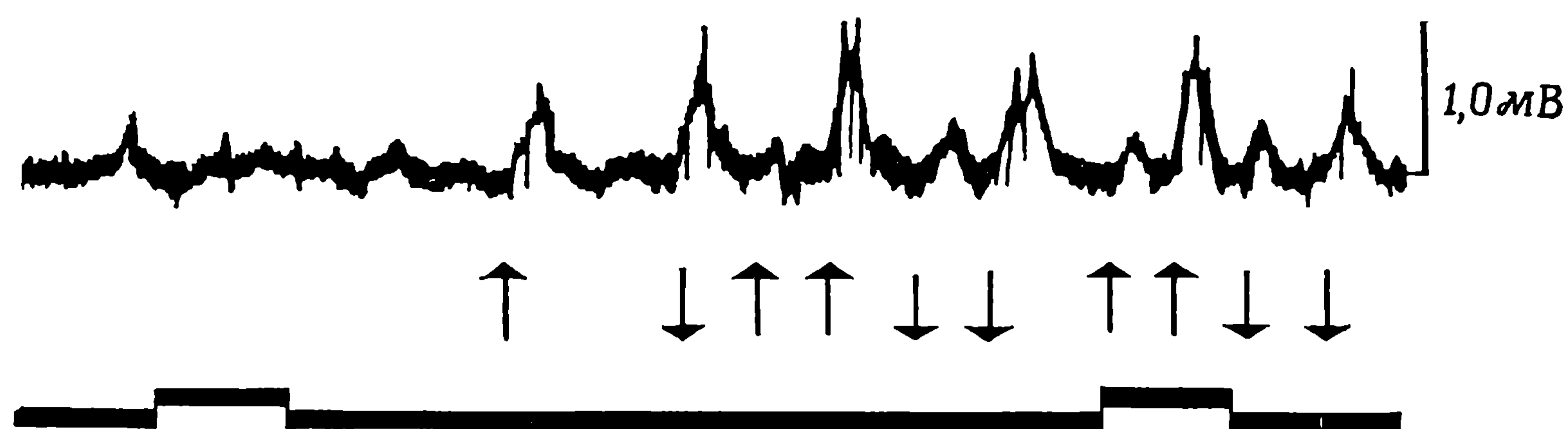
Рис. 441. Схема строения зрительной доли мозга у мухи *Calliphora vomitoria*, иллюстрирующая сложность организации нервной сети в зрительных центрах насекомых.

1 — внутренний и 2 — наружный перекрест зрительных волокон; 3 — сетчатка; 4 — внутренняя и 5 — наружная синаптическая область; 6 — слой ганглиозных клеток.

сообщения приходят с периферии неизменными. Исключение составляют нейроны сложного глаза: здесь, как и в большинстве органов чувств позвоночных, между рецептором и центральной нервной системой включено много вставочных нейронов (рис. 441). Нейрогистологическая картина сетчатки или обонятельной луковицы позвоночного сразу показывает, насколько сложна здесь организация нервных связей. В результате всех этих синаптических взаимодействий первоначальное сенсорное сообщение изменяется и может потерять часть заключенной в нем информации или приобрести нечто новое. Окончательное сообщение, поступающее в головной мозг, уже основательно «отредактировано» вставочными нейронами и может обладать еще меньшим сходством с первоначальным раздражителем, чем потенциалы действия, возникающие в рецепторе.

Рис. 442. Электрические реакции на повторное механическое раздражение волоска на крыле мухи *Sarcophaga*.

Каждая стрелка указывает начало быстрого смещения волоска в одном из двух противоположных направлений. Отклонение кривой вверх соответствует отрицательному потенциалу на регистрирующем электроде. Отметка времени (внизу) с интервалами 0,2 с. При каждом движении волоска основная линия смещается вверх, что указывает на кратковременную деполяризацию (рецепторный потенциал); в это время возникают потенциалы действия (тонкая линия, накладываемаяся на основную линию). Активность быстро прекращается, хотя волосок остается смещенным до следующего раздражения; таким образом, это рецептор фазического типа.



295. МЕХАНОРЕЦЕПТОРЫ

Рецепторы принято классифицировать в соответствии с природой раздражителей, для восприятия которых они предназначены. Большинство животных обладает *механорецепторами*, *хеморецепторами*, *фоторецепторами* и *терморецепторами*. У некоторых рыб имеются еще *электрорецепторы*.

Механорецепторы реагируют в конечном счете на раздражители, связанные с действием силы тяжести. Они чувствительны к растяжению, сдавлению или перекручивающим силам, обусловленным тяжестью тела, к относительным перемещениям частей тела, к гироскопическим эффектам при движениях и к механическим взаимодействиям тела с твердым субстратом или окружающей средой (водой или воздухом). Механорецепторы позволяют организму сохранять нормальное положение относительно направления силы тяжести (для человека это будет вертикальное положение головой вверх, для собаки — горизонтальное положение спиной вверх, а для ленивца — горизонтальное положение спиной вниз); они участвуют также в поддержании той или иной позы, определенного положения одной части тела относительно другой и доставляют информацию, необходимую для всех видов локомоции и для выполнения всевозможных движений, требующих тонкой координации, — от прядения кокона до письма. Кроме того, механорецепторы позволяют получать сведения о форме, текстуре, массе и взаиморасположении внешних объектов. Наконец, они необходимы для функционирования некоторых внутренних органов: они сигнализируют, например, о наличии пищи в желудке, кала в прямой кишке, мочи в мочевом пузыре или плода в матке. Для более подробного рассмотрения удобно разделить механорецепторы на три группы: тактильные, проприоцептивные и слуховые рецепторы.

Тактильная чувствительность. К простейшим тактильным (осозательным) рецепторам отно-

сятся *осозательные волоски* беспозвоночных. Мы уже рассматривали осозательный волосок насекомого (рис. 437). Это *фазический* рецептор: его нейрон реагирует только на движение волоска — на скорость его смещения (ср. рис. 439). На рис. 442 представлена запись электрических явлений в таком рецепторе. При смещении волоска возникает рецепторный потенциал и несколько потенциалов действия, но вся активность прекращается, как только волосок перестает двигаться, даже если он остается при этом в необычном для него положении.

Поразительная тактильная чувствительность кожи человека, особенно кончиков пальцев и губ, обусловлена обилием и разнообразием имеющихся здесь кожных рецепторов (рис. 443). Когда тщательно, точка за точкой, обследовали небольшой участок кожи при помощи жесткой щетинки (для испытания чувства прикоснове-

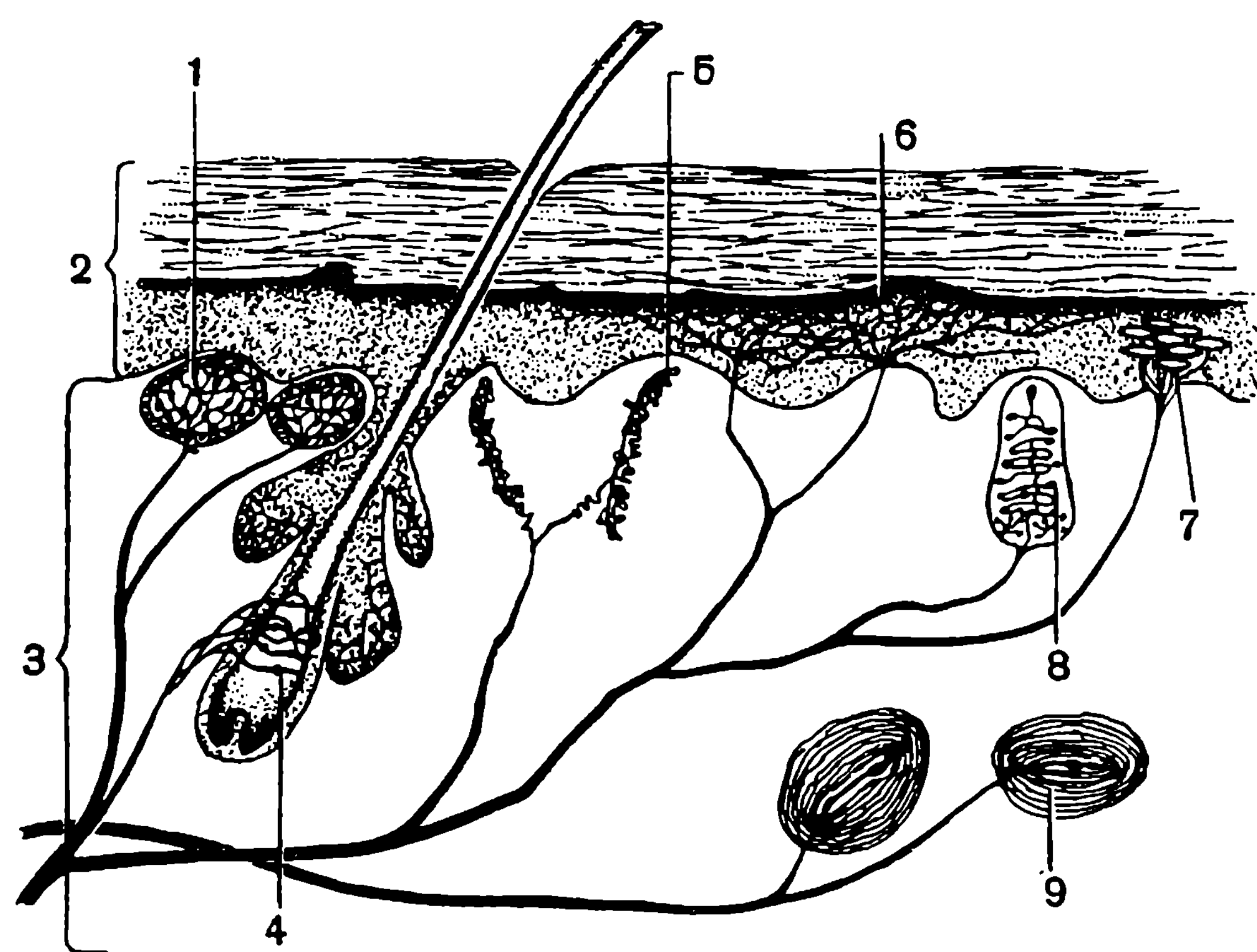


Рис. 443. Схематический разрез кожи, показывающий кожные рецепторы различных типов.

1 — колбочка Краузе; 2 — эпидермис; 3 — дерма; 4 — нервное сплетение волосного фолликула; 5 — тельце Руффини; 6 — свободные нервные окончания; 7 — диски Меркеля; 8 — тельце Мейснера; 9 — тельце Пачини. Колбочки Краузе реагируют на холод, тельца Руффини — на тепло, тельца Мейснера и диски Меркеля — на прикосновение, тельца Пачини — на более сильное давление, свободные нервные окончания — на болевые стимулы.

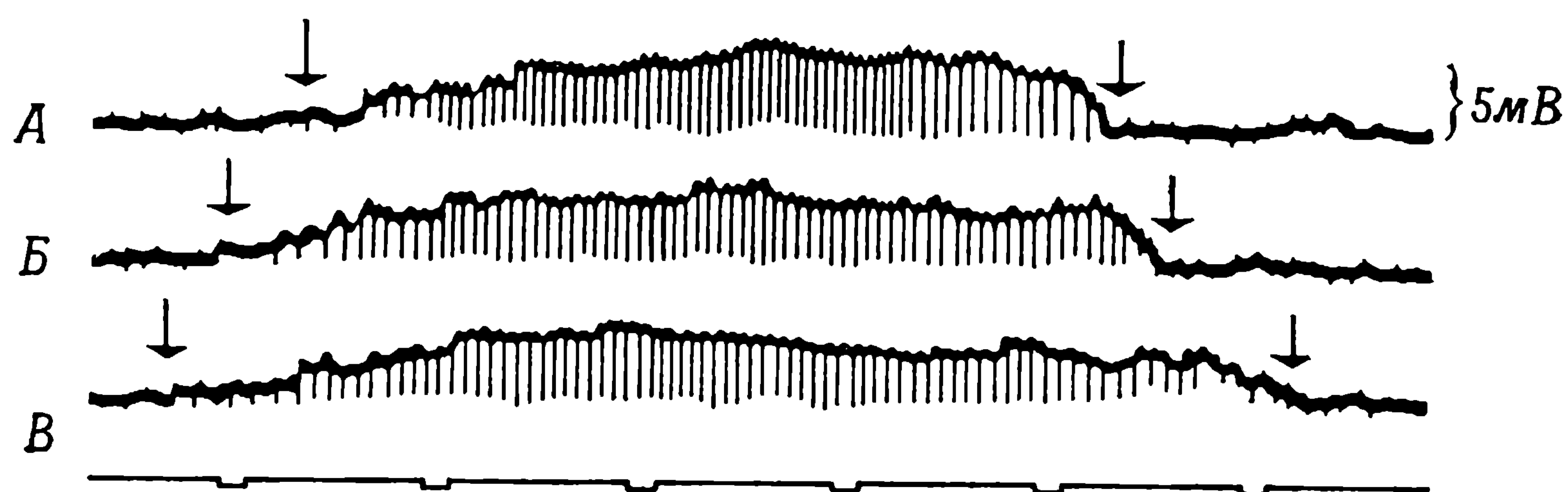


Рис. 444. Электрическая реакция на механическое раздражение осязательного волоска на наружных половых придатках самца мухи *Phormia*.

Условия записи те же, что и на фиг. 442. В каждой записи амплитуда реакции приблизительно пропорциональна смещению волоска. Обратите внимание, что рецепторный потенциал и потенциалы действия не исчезают, пока волосок остается смещенным; следовательно, это тонический рецептор.

ния), горячего или холодного металлического острия (для испытания температурной чувствительности) или просто иглы (для определения болевой чувствительности), то оказалось, что рецепторы для каждого из этих ощущений находятся в различных точках. Сравнивая распределение различных рецепторных аппаратов и типов вызываемых ощущений, установили, что свободные нервные окончания ответственны за чувство боли, корзинчатые окончания вокруг волосяных фолликулов (*тельца Мейснера* и *диски Меркеля*) реагируют на прикосновение, *колбочки Краузе* и *тельца Руффини* — соответственно на холод и тепло, а *тельца Пачини* — на более сильное давление.

Особенно хорошо изучены *тельца Пачини*. Голый аксон окружен пластинками, между которыми находится жидкость. При надавливании пластинки смещаются, вызывая деформацию аксона и таким образом стимулируя его. Если даже в результате длительного сдавливания деформация сохраняется, рецепторный потенциал быстро падает до нуля и импульсный разряд прекращается. Это тоже фазический рецептор, реагирующий на скорость смещения.

Проприоцептивная (кинестетическая) чувствительность. У беспозвоночных информацию о положении собственного тела и его частей чаще всего доставляют чувствительные волоски, пластинки (кампаниформные органы) и другие структуры кутикулы. Это тонические (статические) органы чувств. В отличие от фазических рецепторов (ср. рис. 442 и 444) они устроены таким образом, что рецепторный потенциал и импульсный разряд в них сохраняются (хотя и не на постоянном уровне) в течение всего времени воздействия раздражителя. Благодаря этому информация о положении того или иного органа поступает непрерывно.

У человека все мышцы, сухожилия и суставы снабжены проприоцепторами, чувствительными к напряжению и растяжению мышц, натяжению сухожилий и т. п. Благодаря этим рецепторам мы можем даже с закрытыми глазами производить руками различные действия, например

одеваться или завязывать узлы. Кроме того, импульсы с проприоцепторов чрезвычайно важны для координированного сокращения различных мышц, совместно участвующих в одном движении; без них сложные движения, требующие ловкости, были бы невозможны. Проприоцептивные импульсы имеют также большое значение для поддержания равновесия. Проприоцепторы, вероятно, более многочисленны, чем любые другие органы чувств, и функционируют непрерывно, хотя мы этого обычно не замечаем; даже само существование кинестетической чувствительности было открыто всего лишь около 100 лет назад. Некоторое представление о том, какова была бы жизнь без проприоцепторов, мы получаем, когда у нас вдруг «онемевает» рука или нога: это чувство «онемения» вызывается отсутствием проприоцептивных импульсов.

Мышечные веретена млекопитающих. Среди рецепторов растяжения, участвующих в регулировании движений и позы, особой функциональной гибкостью отличаются мышечные веретена млекопитающих. Они служат превосходным примером того, как может видоизменяться функционирование рецепторов под влиянием последствий их собственной работы, т. е. примером механизма *обратной связи*. В мышцах высших позвоночных помимо обычных поперечнополосатых мышечных волокон — *экстрафузальных* волокон — имеются еще особые *интрафузальные* волокна, связанные с сенсорными нервными окончаниями. Пучок интрафузальных волокон вместе с их чувствительными окончаниями называется *мышечным веретеном* (рис. 445). Интрафузальное волокно обладает поперечно-исчерченной структурой, за исключением той области, где расположены ядра; здесь находятся также нервные окончания двух типов: *гроздевидные*, принадлежащие тонким афферентным нервным волокнам, и *аннулоспиральные*, принадлежащие толстым афферентным волокнам. В области прикрепления экстрафузальных мышечных волокон к сухожилию имеются рецепторы другого типа — *сухожильные органы Гольджи*. В мышце оканчиваются

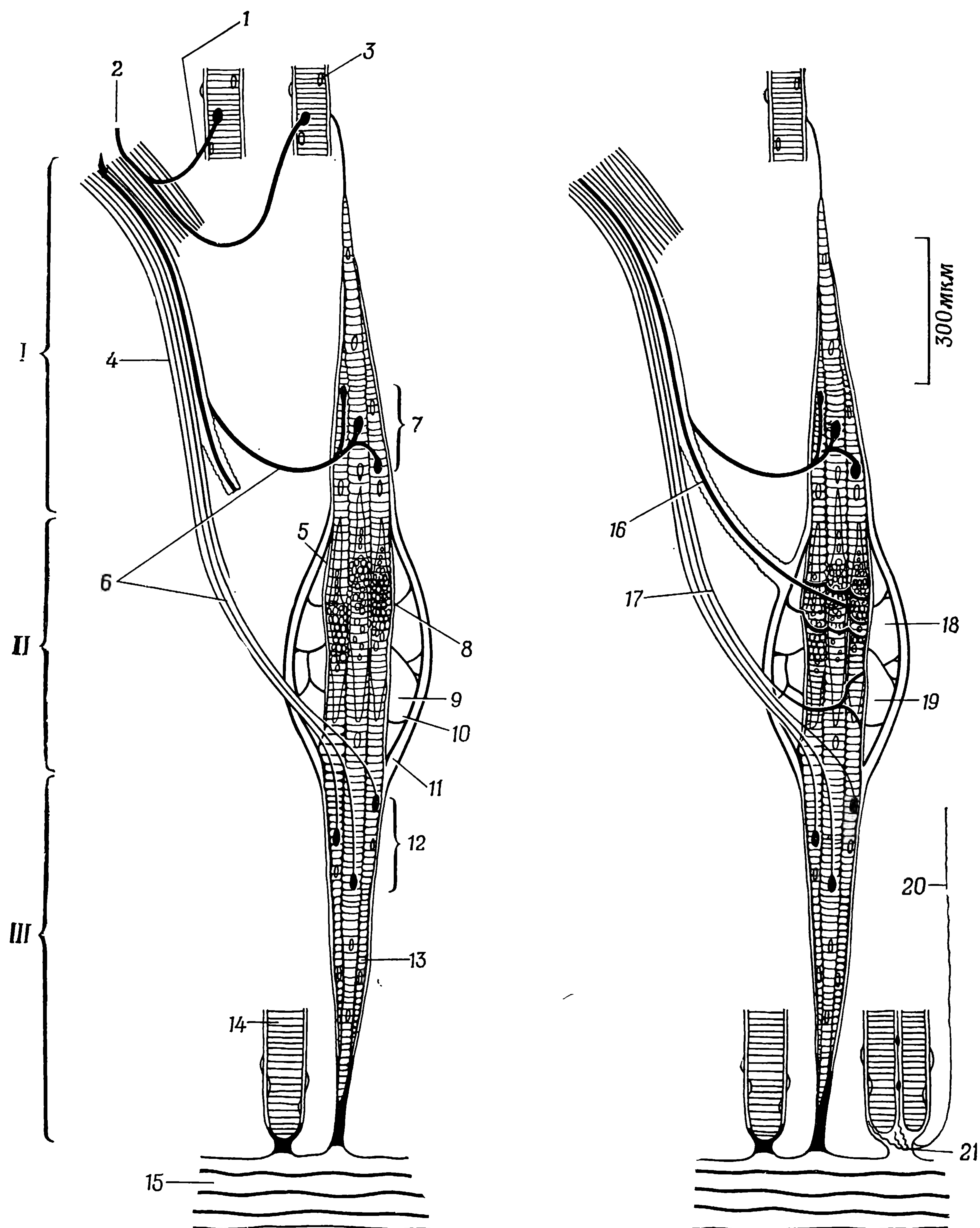


Рис. 445. Организация системы мышечных рецепторов.

Схематически показаны отношения между интрафузальными и экстрафузальными волокнами, расположение сухожильных органов, сенсорная и двигательная иннервация веретен. *I.* Проксимальный полюс. *II.* Экваториальная область. *III.* Дистальный полюс.

1 — экстрафузальное альфа-афферентное волокно; 2 — внутримышечный нервный ствол; 3 — мышечное волокно; 4 — нерв мышечного веретена (сенсорные волокна перерезаны); 5 — аксиальная оболочка; 6 — гамма-афферентные волокна; 7 — двигательные концевые пластинки, иннервируемые одиночными толстыми двигательными волокнами; 8 — ядерная сумка; 9 — область миотубулы; 10 — лимфатическое пространство, которое пересекают соединительнотканые мостики; 11 — капсула; 12 — двигательные пластинки, иннервируемые тремя тонкими двигательными волокнами; 13 — интрафузальное мышечное волокно; 14 — экстрафузальное мышечное волокно; 15 — апоневроз; 16 — первичное афферентное волокно в толстой эндоневральной оболочке; 17 — вторичное сенсорное волокно; 18 — первичное сенсорное окончание; 19 — вторичное сенсорное окончание; 20 — рецепторный нейрон сухожильного органа; 21 — сухожилие.

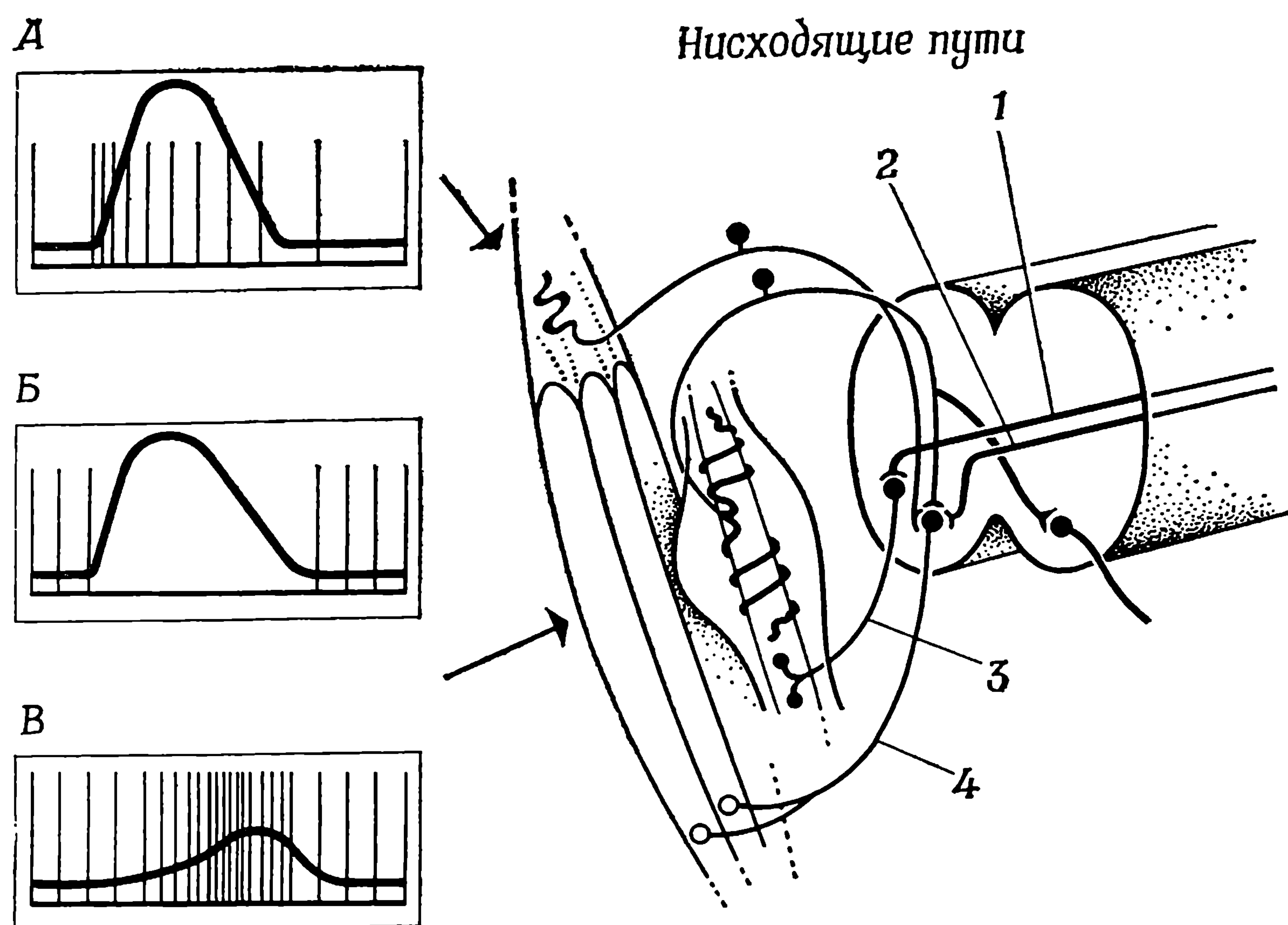


Рис. 446. Общая схема механизмов, регулирующих сокращение мышц.

А. Сухожильный орган реагирует на увеличение напряжения сокращающейся мышцы (жирная линия — кривая напряжения). Аfferентные волокна от сухожильных органов образуют тормозные синапсы на альфа-мотонейронах. Б. Непрерывный самопроизвольный разряд рецепторов мышечного веретена прекращается, когда веретено укорачивается в результате сокращения экстрафузальных волокон. Аксоны рецепторных клеток веретена образуют возбуждающие синапсы на альфа-мотонейронах собственной мышцы и тормозные на альфа-мотонейронах мышцы-антагониста. Обычный путь двигательных импульсов от головного мозга оканчивается на гамма-мотонейронах, а путь «экстренного действия» — на альфа-мотонейронах. В. Рецепторы веретена возбуждаются при растяжении мышцы и посылают сигналы, которые рефлекторно усиливают активность окружающих мышечных волокон. 1 — обычный путь; 2 — путь экстренного действия; 3 — гамма-волокно; 4 — альфа-волокно.

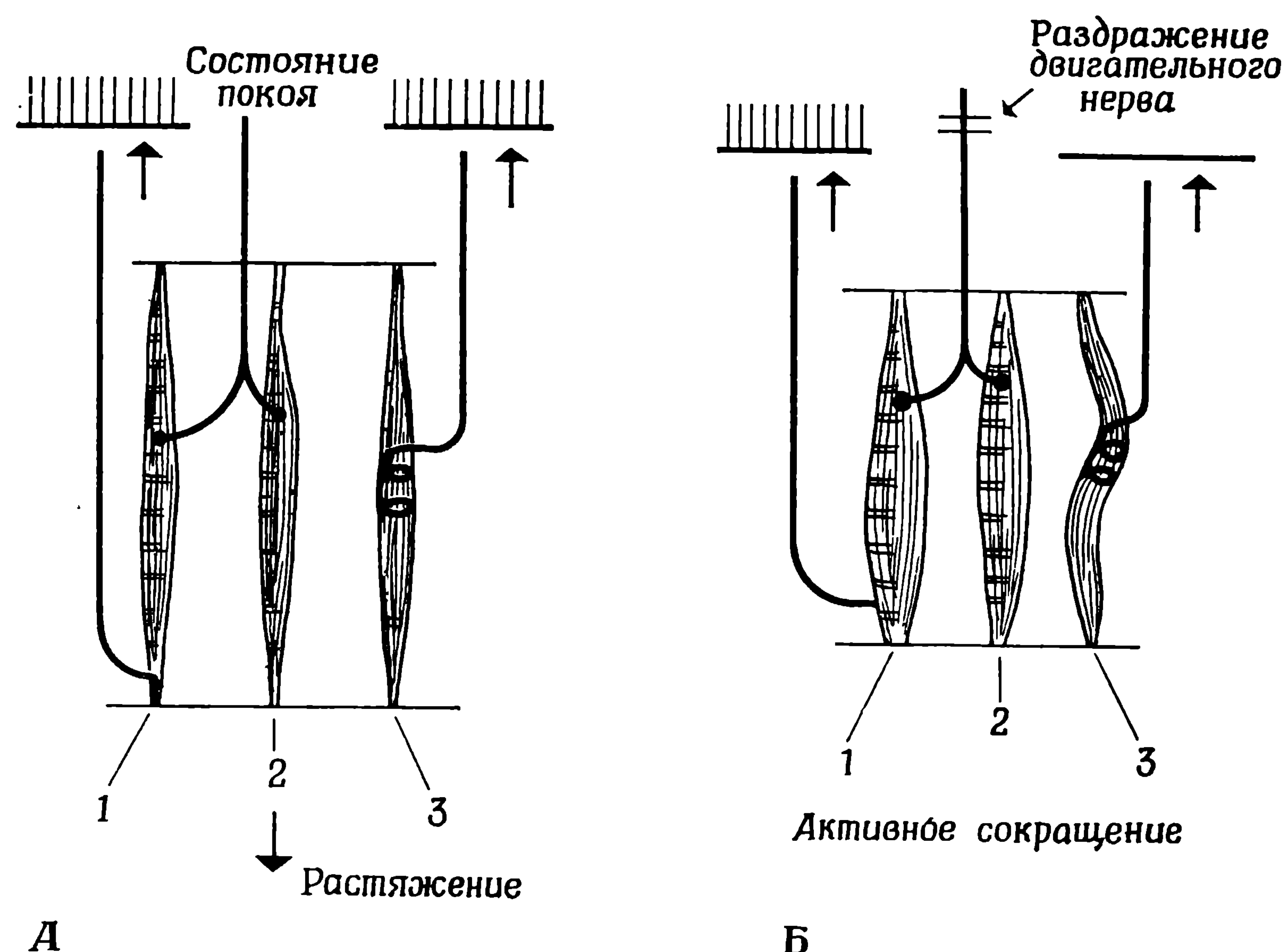


Рис. 447. Сухожильные органы Гольджи включены последовательно, а веретена — параллельно с экстрафузальными мышечными волокнами. Когда мышца подвергается растяжению (А), частота разряда тех и других рецепторов возрастает. Активное сокращение мышцы (Б) ведет к учащению разряда сухожильных органов и к ослаблению импульсации веретен.

1 — орган Гольджи; 2 — мышца; 3 — веретено.

двигательные нервные волокна двух типов: *альфа-эфферентные* волокна (аксоны альфа-мотонейронов), иннервирующие обычные (экстрафузальные) мышечные волокна, и *гамма-эфферентные* волокна, иннервирующие интрафузальные волокна. Соответствующие нейронные цепи показаны на рис. 446.

В тех случаях, когда необходимо, чтобы мышцы очень сильно сократились, команды из центральной нервной системы поступают главным образом по альфа-эфферентным волокнам (это путь «экстренного» действия). Если это приводит к чрезмерному напряжению мышцы,

угрожающему повреждением, то возбуждаются органы Гольджи и мышечные веретена. Сигналы от органов Гольджи направляются по чувствительному нерву в спинной мозг к синапсам с альфа-эфферентными волокнами; они тормозят активность альфа-мотонейронов, и сокращение мышцы ослабевает. Благодаря этому напряжение не переходит допустимые пределы и мышца может сохранять при данной нагрузке постоянную длину.

При «обычных» обстоятельствах, т. е. при совершении медленных произвольных движений, команды из центральной нервной системы идут

по гамма-афферентным к интрафузальным волокнам, и последние начинают постепенно сокращаться. В результате их натяжения рецепторы мышечного веретена стимулируются и посылают импульсы к синапсам с альфа-эфферентными волокнами, которые при этом возбуждаются и вызывают сокращение экстрафузальных мышечных волокон. Поскольку интрафузальные волокна соединены с остальными мышечными волокнами параллельно (а не последовательно, как органы Гольджи), натяжение их при этом ослабевает (рис. 447); мышечные веретена перестают посылать возбуждающие импульсы к альфа-мотонейронам, и дальнейшее сокращение мышцы прекращается. В конечном результате степень напряжения мышцы изменяется. Этот механизм лежит в основе поддержания мышечного тонуса и осуществления точных произвольных движений.

Сокращение какой-либо мышцы ведет к растяжению мышцы-антагониста. При этом веретена антагониста, естественно, побуждают его к сокращению; но если сокращение мышцы-антагониста продолжается, несмотря на приложенную к ней растягивающую силу, то чрезмерное натяжение стимулирует органы Гольджи, и они тормозят сокращение. Это предотвращает «борьбу» между мышцами-антагонистами.

296. УХО ЧЕЛОВЕКА

В ухе находятся органы двух различных чувств: слуха и равновесия. Эти органы залегают в глубине височной кости черепа, и для проведения звуковых волн из внешней среды к сенсорным клеткам необходим ряд дополнительных структур. Ухо можно разделить на наружную, среднюю и внутреннюю части; путь звуковых волн можно проследить по схематическому рисунку (рис. 448).

Наружное ухо состоит из двух частей: покрытого кожей хрящевого выроста, или *ушной раковины*, и *наружного слухового прохода*, ведущего от раковины к среднему уху. У человека значение ушных раковин невелико: они лишь направляют звуковые волны в слуховой проход, однако у животных, например у кошки, большие и подвижные ушные раковины играют весьма важную роль. В месте соединения слухового прохода и среднего уха натянута тонкая соединительнотканная мембрана — *барабанная перепонка*, вибрирующая под действием звуковых волн.

Среднее ухо — это небольшая камера, содержащая три крошечные, последовательно соединенные косточки: *молоточек*, *наковальню* и *стремя* (названные так за их форму), которые пе-

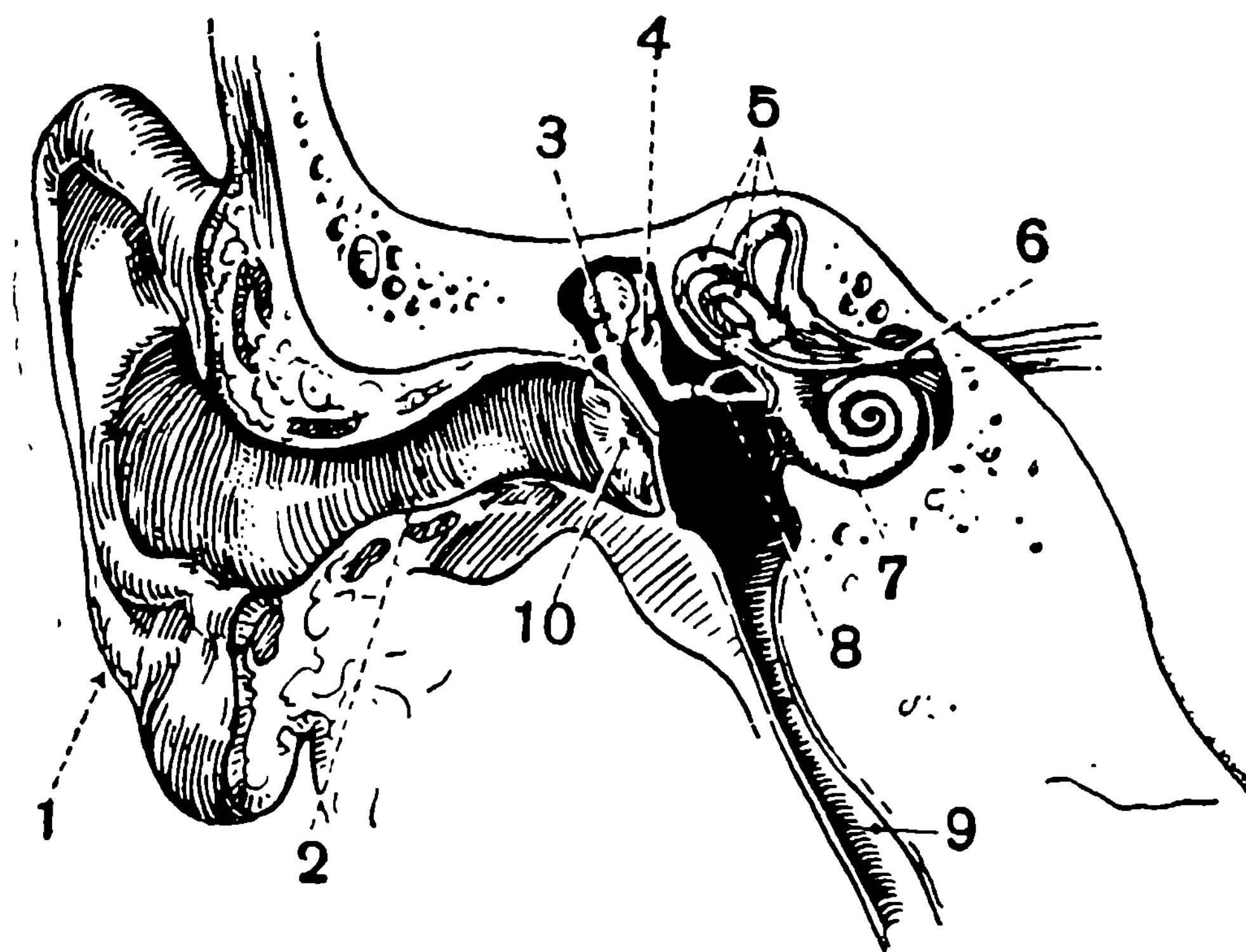


Рис. 448. Ухо человека.

Разрез через височную кость позволяет видеть строение среднего и внутреннего уха. 1 — ушная раковина; 2 — слуховой проход; 3 — молоточек; 4 — наковальня; 5 — полукружные каналы; 6 — слуховой нерв; 7 — улитка; 8 — стремя; 9 — евстахиева труба; 10 — барабанная перепонка.

редают звуковые волны через полость среднего уха. Молоточек соприкасается с барабанной перепонкой, а стремя — с перепонкой отверстия, ведущего во внутреннее ухо и называемого *овальным окном*. Среднее ухо соединяется с глоткой узкой *евстахиевой трубой*, служащей для уравнивания давления по обе стороны барабанной перепонки. Если бы среднее ухо было совершенно закрыто, то всякое изменение атмосферного давления приводило бы к сильному выпячиванию или вдавливанию барабанной перепонки, которое причиняло бы нам боль. У глоточного конца евстахиевой трубы находится клапан, который обычно закрыт и предупреждает неприятные слуховые ощущения, возникающие от нашего собственного голоса. Этот клапан открывается при зевании и глотании; при быстром подъеме или спуске на лифте или на самолете это помогает избежать ощущения «треска» в ушах, вызываемого изменением атмосферного давления с изменением высоты. К сожалению, по евстахиевой трубе в ухо могут также проникать микробы, которые иногда вызывают инфекции, приводящие к сращению косточек среднего уха и глухоте.

Внутреннее ухо состоит из сложной системы сообщающихся между собой каналов и полостей, которую очень удачно называли лабиринтом. Часть лабиринта, имеющая отношение к слуху, представляет собой спирально закрученную трубку, образующую два с половиной витка и называемую *улиткой* за сходство с раковиной этого животного. Если бы улитку развернуть, как на рис. 449, Б, можно было бы видеть, что она состоит из трех разделенных тонкими перепонками каналов, которые почти сходят на нет у верхушки спирали. У основания одного из них — *канала* (или *лестницы*)

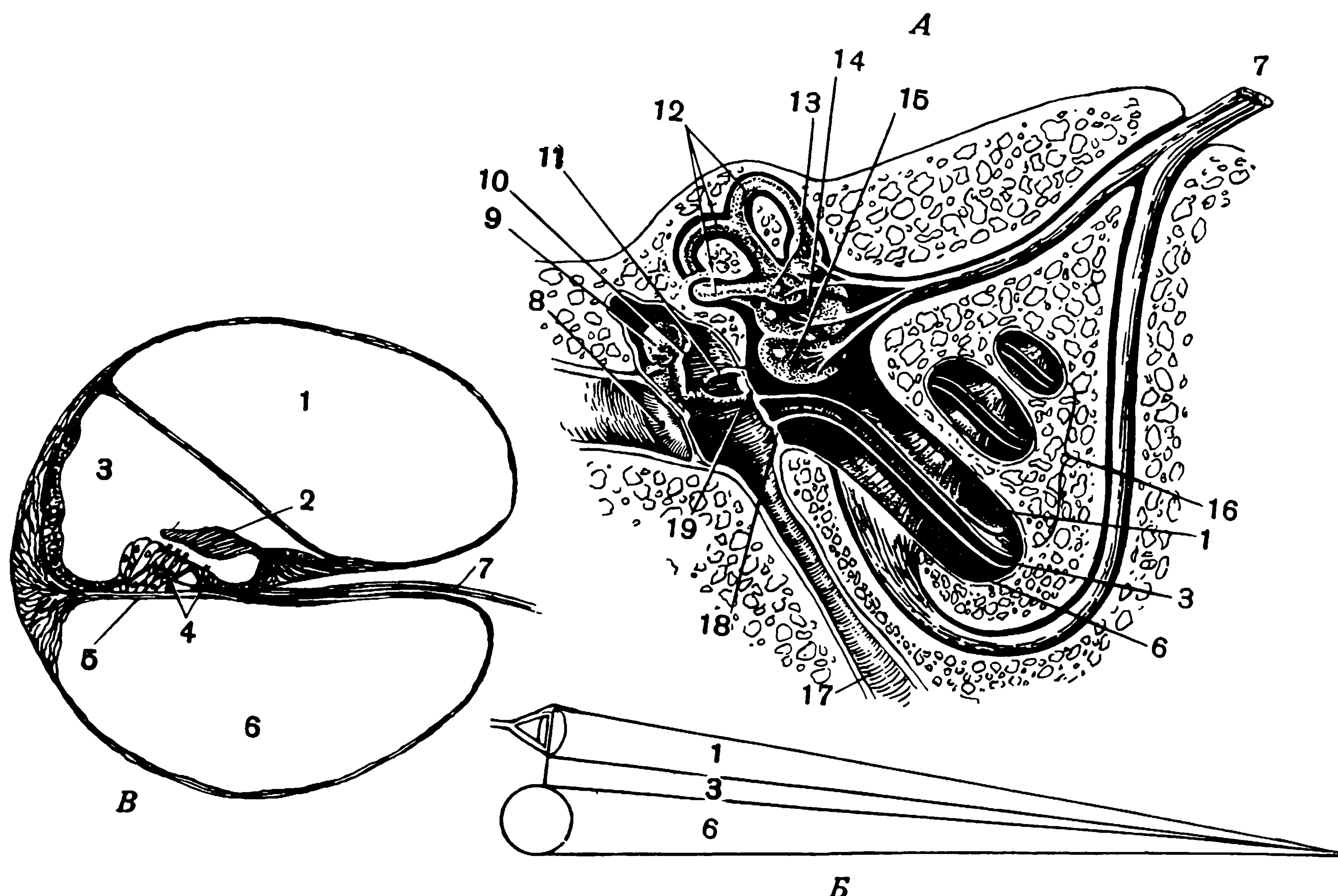


Рис. 449. Строение улитки.

А. Улитка извлечена из черепа и вскрыта так, чтобы были видны канал преддверия и барабанный канал. Б. Схематическое изображение раскрученной улитки. В. Схема поперечного разреза через улитку (сильно увеличено); виден кортиев орган, лежащий на базилярной мембране и прикрытый текториальной мембраной. Звуковые колебания, передаваемые через молоточек, наковальню и стремя, приводят в движение жидкость в канале преддверия; эти колебания передаются базилярной мембране и кортиеву органу. Волосковые клетки кортиева органа воспринимают звуковые раздражения; они иннервируются веточками слухового нерва. 1 — канал преддверия; 2 — текториальная мембрана; 3 — канал улитки; 4 — волосковые клетки; 5 — базилярная мембрана; 6 — барабанный канал; 7 — слуховой нерв; 8 — барабанная перепонка; 9 — молоточек; 10 — наковальня; 11 — стремя; 12 — полукружные каналы; 13 — ампулы; 14 — овальный мешочек; 15 — круглый мешочек; 16 — улитка; 17 — евстахиева труба; 18 — круглое окно; 19 — овальное окно.

преддверия — находится овальное окно. У основания барабанного канала находится другое закрытое перепонкой отверстие — круглое окно, которое также ведет в среднее ухо. Эти два канала соединяются между собой у верхушки улитки и наполнены жидкостью, называемой перилимфой. Между ними лежит третий канал — канал улитки, наполненный так называемой эндолимфой и содержащий истинный рецептор слуха — кортиев орган. Этот орган состоит из пяти рядов клеток с выступающими над ними волосками — волосковых клеток; ряды клеток тянутся вдоль спирали улитки по всей ее длине. В каждом кортиевом органе около 24 000 таких клеток. Эти клетки покоятся на базилярной мембране, отделяющей канал улитки от барабанного канала. Над волосковыми клетками нависает другая мембрана — текториальная, прикрепленная одним своим краем к мембране, на которой сидят волосковые клет-

ки; другой край остается свободным. В волосковых клетках возникают импульсы, распространяющиеся по волокнам слухового нерва.

Для того чтобы звук можно было услышать, звуковые волны должны сначала пройти через слуховой проход и вызвать колебания барабанной перепонки. Эти колебания передаются через среднее ухо молоточком, наковальней и стремем, которые соединены таким образом, что уменьшают амплитуду вибраций, но увеличивают их силу. Стремя через овальное окно передает колебания жидкости в канале преддверия. Поскольку жидкости несжимаемы, перепонка овального окна не могла бы вызывать движение жидкости в канале преддверия, если бы этой жидкости некуда было сдвинуться под действием приложенного давления. Эту возможность создает круглое окно, расположенное на конце барабанного канала. Волна давления нажимает на мембраны, разделяющие три ка-

нала, передается на барабанный канал и вызывает выбухание круглого окна. Полагают, что движения базилярной мембраны при этих пульсациях вызывают трение волосковых клеток кортиева органа о нависающую над ними текториальную мембрану, раздражая их этим и порождая нервные импульсы в дендритах слухового нерва, лежащих у основания каждой волосковой клетки.

Поскольку звуки различаются между собой по высоте, интенсивности и качеству (тембру), всякая теория слуха должна дать объяснение способности уха к распознаванию этих различий. Микроскопическое исследование кортиева органа показывает, что волокна основной мембраны имеют неодинаковую длину на разных участках завитков улитки: они длиннее у верхушки и короче у основания спирали наподобие струн арфы или фортепьяно. Звуки данной частоты (высоты) вызывают волны резонанса в жидкости улитки, которые заставляют вибрировать определенный участок базилярной мембраны. Вибрация возбуждает определенную группу волосковых клеток в этом участке. Громкие звуки вызывают волны резонанса большей амплитуды и приводят к более интенсивному раздражению волосковых клеток и к инициации большего числа импульсов в секунду, которые передаются по слуховому нерву в мозг.

При воздействии на ухо сильного непрерывного звука кортиев орган повреждается. Это было показано на морских свинках, которых в течение нескольких недель непрерывно подвергали действию звука определенной высоты. Когда после смерти животных их улитки исследовали под микроскопом, оказалось, что у свинок, подвергавшихся действию высоких тонов, улитка была повреждена только в нижней части, а у подвергавшихся действию низких тонов — только в верхней части. У рабочих, подвергающихся много лет подряд действию громких звуков высокого тона, например у котельщиков, часто развивается глухота к высоким тонам вследствие повреждения клеток у основания кортиева органа. Проведенные недавно исследования показали, что нервные импульсы, возникающие при определенных звуках, имеют такую же частоту, как и эти звуки, так что мозг, возможно, распознает высоту звуков не только на основании того, какие нервные волокна приносят импульсы, но и по частоте самих импульсов.

Слуховые нервы проводят импульсы двоякого рода: обычные нервные импульсы, подобные тем, что идут по любому другому нерву, и импульсы иного типа, называемые *микрофонными*. Энергию для последних доставляет не

метаболизм нервного волокна, как в случае импульсов первого типа, а сама улитка, которая действует как микрофон, т. е. превращает механическую энергию звуковых колебаний в электрическую энергию. Поэтому форма волны электрического потенциала, создаваемого улиткой, очень сходна с формой волны звука, служившего раздражителем. Действительно, если на слуховой нерв кошки, у которой удалены большие полушария, поместить электроды, а затем слушать при помощи телефонной трубки усиленные сигналы нерва, то можно слышать не только музыкальные тоны, но даже слова, произносившиеся при кошке. Полагают, что это преобразование механической энергии в электрическую производят волосковые клетки кортиева органа, причем верхний и нижний концы улитки реагируют соответственно на низкие и высокие тоны. Однако остается еще спорным, имеют ли эти микрофонные потенциалы какое-либо отношение к действительным слуховым ощущениям нормального животного.

Различия в качестве звука, которые слышны, например, если одну и ту же ноту берут на гобое, на корнете и на скрипке, зависят от числа и характера *обертонов* (гармоник), которые раздражают различные волосковые клетки в дополнение к основному раздражению, общему для всех трех случаев; таким образом, различия в тембре распознаются по взаиморасположению нескольких раздражаемых волосковых клеток. Тщательное гистологическое исследование показало, что нервные волокна от каждого отдельного участка улитки соединены с определенными участками слуховой зоны коры мозга, так что одни клетки головного мозга ответственны за восприятие высоких тонов, а другие — за восприятие низких.

Человеческое ухо способно воспринимать звуки с частотой 20—20 000 Гц, хотя существуют большие индивидуальные различия. Некоторые животные, например собаки, могут слышать звуки гораздо больших частот. Ухо человека наиболее чувствительно к звукам с частотой 1000—2000 Гц. В этом диапазоне ухо чрезвычайно чувствительно; в самом деле, сравнение энергии звуковых и световых волн, необходимой для возникновения ощущения, показывает, что ухо в 10 раз чувствительнее глаза.

Вероятно, нельзя представить себе более эффективного слухового прибора, чем ухо человека; подобно глазу, оно дошло в своем развитии до такого уровня, что всякое дальнейшее увеличение чувствительности было бы бесполезным. Если бы чувствительность уха была еще выше, то оно улавливало бы беспорядочное движение молекул воздуха, и мы непрерывно

слышали бы шипение или жужжание. Если бы глаз был более чувствителен, то постоянный свет казался бы мелькающим, так как глаз воспринимал бы попадающие в него отдельные фотоны.

Ухо почти не утомляется. Несмотря на непрерывные шумовые воздействия, оно сохраняет остроту слуха, и утомление его исчезает через несколько минут. Когда на одно ухо некоторое время действует сильный шум, другое тоже утомляется — теряет остроту слуха; это указывает на то, что утомление (как и следовало ожидать) частично связано не с самим ухом, а с головным мозгом.

Глухота может быть обусловлена повреждениями или аномалиями либо звукопроводящих механизмов наружного, среднего или внутреннего уха, либо звуковоспринимающего механизма внутреннего уха. Иногда наружный слуховой проход забивается ушной серой, выделяемой железами его стенок, или косточки среднего уха срастаются (после инфекции); наконец (что бывает реже), возможно повреждение внутреннего уха или слухового нерва в результате местного воспаления или высокой температуры, вызванной каким-нибудь заболеванием.

Слухом обладают сравнительно немногие животные. Ухо позвоночных развилось из органа равновесия, причем улитка, достигающая полного развития только у млекопитающих, возникла позже как вырост круглого мешочка (sacculus). Ухо человека по своему происхождению — орган довольно гетерогенный: клетки, чувствительные к звуку, очевидно, представляют собой результат адаптации клеток, чувствительных к движению жидкостей; среднее ухо и евстахиева труба первоначально были частью дыхательного аппарата рыб; стремя первоначально служило для прикрепления нижней челюсти примитивных рыб к черепу, а молоточек и наковальня — остатки соответственно верхней и нижней челюстей тех рыб, которые были когда-то нашими предками. У предков этих рыб — бесчелюстных — те же структуры составляли часть жаберного скелета. Таким образом, органы дыхания превратились сначала в органы, связанные с питанием, а затем в органы слуха. Это пример одной из основных тенденций эволюции — перестройки старых органов для выполнения новых функций вместо создания совершенно новых структур.

297. ЧУВСТВО РАВНОВЕСИЯ

Лабиринт внутреннего уха состоит, помимо улитки, из двух небольших мешочков — *круглого* (sacculus) и *овального* (utricle) — и трех

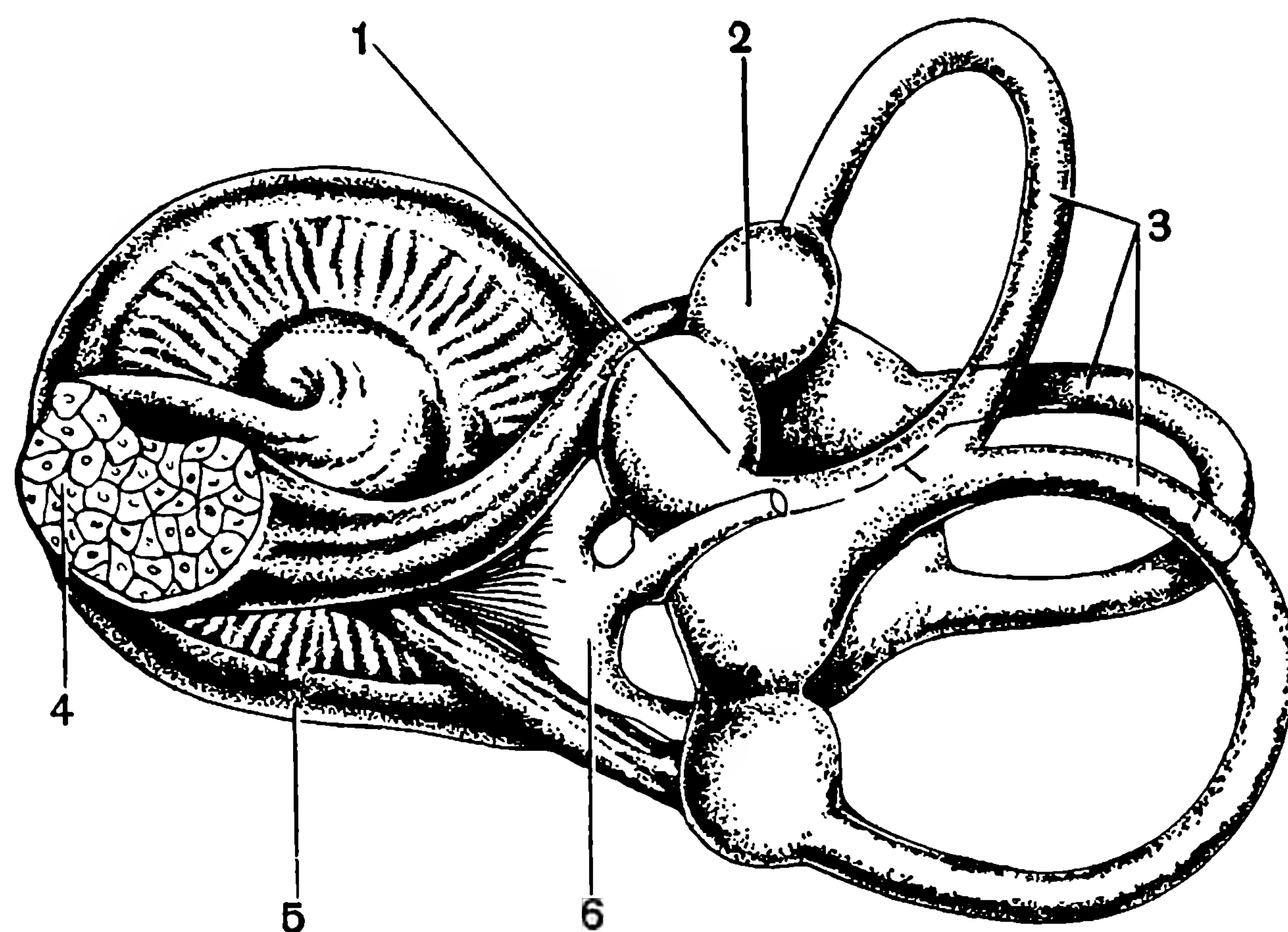


Рис. 450. Полукружные каналы и улитка правого уха взрослого человека, извлеченные из окружающей кости и увеличенные примерно в 5 раз (вид с задне-медиальной стороны).

Обратите внимание, что плоскость каждого из полукружных каналов перпендикулярна плоскостям двух других. 1 — овальный мешочек; 2 — ампула; 3 — полукружные каналы; 4 — слуховой нерв; 5 — улитка; 6 — круглый мешочек.

полукружных каналов (рис. 450). Эти структуры наполнены *эндолимфой* и окружены со всех сторон *перилимфой*. Разрушение их вызывает значительную потерю чувства равновесия; голубь, у которого эти органы удалены, не способен летать. Со временем, однако, он может вновь научиться сохранять равновесие, используя зрительные стимулы.

У человека, помимо этих органов внутреннего уха, равновесие зависит от зрения, проприоцептивных раздражений и раздражений, идущих от клеток, расположенных в подошвах ног и чувствительных к давлению. При некоторых видах глухоты органы равновесия во внутреннем ухе, так же как и улитка, не функционируют, однако чувство равновесия не нарушается.

Sacculus и utricle — это небольшие полые мешочки, выстланные чувствительными клетками с волосками и содержащие мелкие ушные камешки, *отолиты*, состоящие из углекислого кальция. В нормальных условиях сила тяжести заставляет отолиты оказывать давление на определенные волосковые клетки, которые при этом посылают в головной мозг импульсы по чувствительным нервным волокнам, идущим от оснований этих клеток. Когда голова наклонена, отолиты давят уже на другие клетки и раздражают их.

Подобные органы имеются и у многих беспозвоночных, например у речного рака и омара. Действие этих клеток у речного рака было продемонстрировано в остроумном опыте; он был ос-

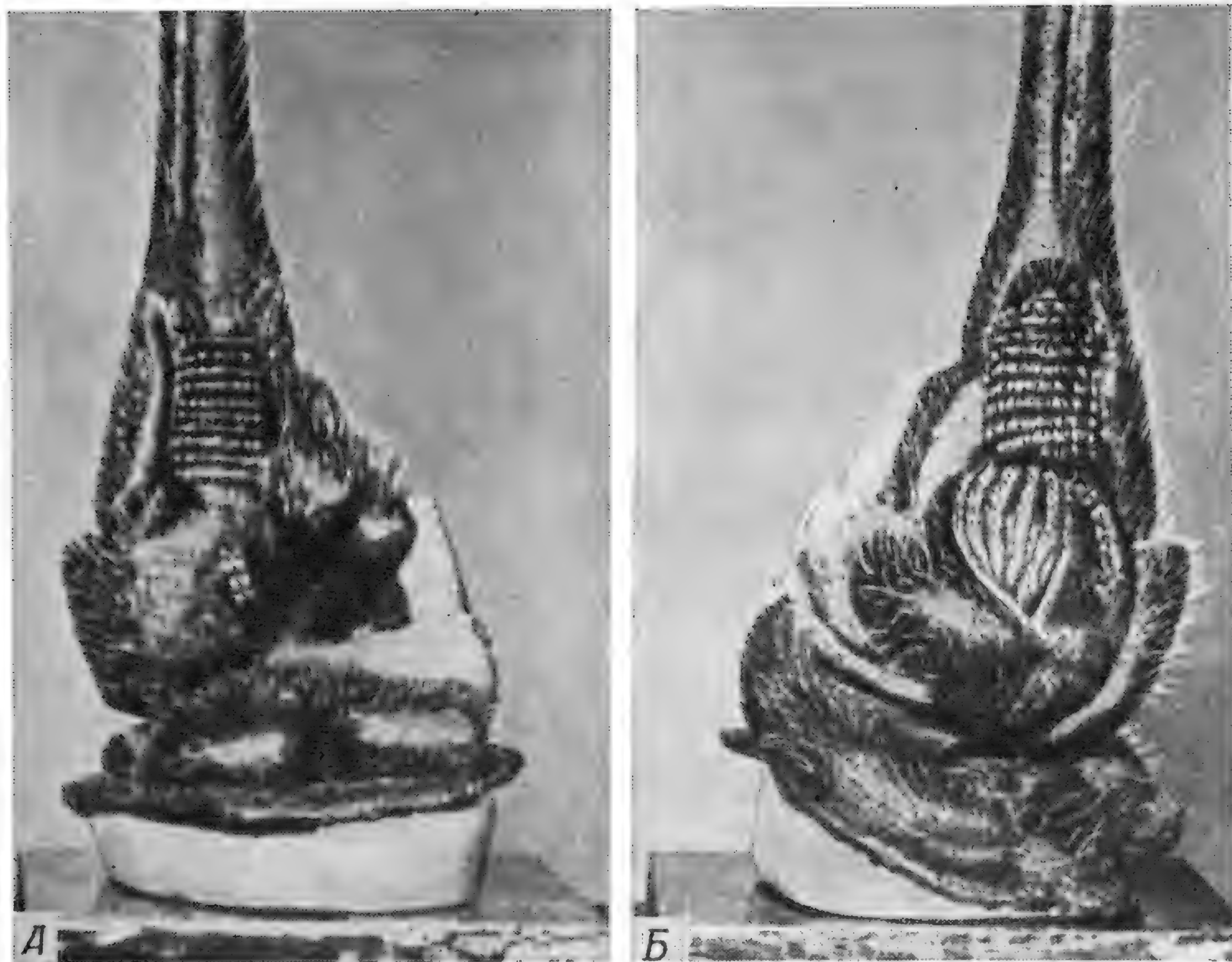
нован на том, что при линьке, когда старый покров сбрасывается и вырастает новый, более просторный панцирь, у животного развиваются также новые органы равновесия и рак вводит в них песчинки, которые он берет из окружающей среды. Снабдив линяющих речных раков железными опилками, экспериментаторы заставили их реагировать на магнит. Когда магнит помещали прямо над животным и он притягивал железные опилки, заставляя их давить на верхние клетки органа равновесия, рак принимал «верх» за «низ», переворачивался и плавал брюхом вверх.

В лабиринте каждого уха имеется три полукружных канала, каждый из которых представляет собой изогнутую полукругом трубку, присоединенную обоими концами к овальному мешочку. Каналы расположены таким образом, что каждый из них лежит в плоскости, перпендикулярной плоскостям двух других каналов. При впадении одного из концов каждого канала в овальный мешочек имеется небольшое луковичеобразное расширение (ампула), содержащее группу волосковых клеток, которые похожи на такие же клетки овального и круглого мешочков, но не содержат отолитов. Эти клетки возбуждаются при движениях жидкости (эндолимфы), наполняющей каналы. При повороте

головы перемещение жидкости в каналах отстает от этого движения, так что фактически волосковые клетки движутся относительно жидкости и получают стимулы от ее течения. Эта стимуляция вызывает не только ощущение вращения, но и рефлекторные движения глаз и головы в направлении, противоположном первоначальному повороту. Поскольку три полукружных канала расположены в трех различных плоскостях, движение головы в любом направлении вызовет движение жидкости по крайней мере в одном из этих каналов. Вводя в наружный слуховой проход теплую или холодную воду, можно вызвать конвекционные токи в жидкости каналов без всякого движения головы. При этом у человека возникает ощущение головокружения. Человек привык к движениям в горизонтальной плоскости, раздражающим полукружные каналы определенным образом, но вертикальные движения, параллельные длинной оси тела, для него непривычны. Такие движения (например, при подъеме или спуске лифта или при морской качке) раздражают полукружные каналы необычным образом и могут вызвать чувство тошноты и рвоту, как при морской болезни. Если человек ляжет, движения будут раздражать полукружные каналы по-иному и чувство тошноты будет слабее.

Рис. 451. Модель левого жужжальца мухи (увеличено в 130 раз).

Вид с брюшной (А) и со спинной (Б) стороны. У основания видны ряды рецепторов.



298. ЖУЖЖАЛЬЦА МУХ

За миллионы лет до того, как человек изобрел гироскоп, у мух выработалось гироскопическое устройство для стабилизации полета. Для того чтобы летательный аппарат был управляемым, он должен сохранять устойчивость, и мухи не составляют исключения из этого правила; они должны иметь возможность регулировать подъемную силу, создаваемую крыльями, и стабилизировать свое тело против вращения в любой из трех возможных плоскостей, компенсируя отклонения от равновесного положения по продольной, поперечной или дорзо-вентральной оси. Мухи осуществляют это, используя информацию, доставляемую *жужжальцами* (гальтерами) — парой удивительным образом видоизмененных задних крыльев. Жужжальце имеет вид гантели — это относительно тяжелая масса ткани на тонком стебельке (рис. 451). Сочленения и складки у основания жужжалец очень сложны, и каждое жужжальце снабжено в этой области примерно 418 механорецепторами, которые реагируют на напряжения, возникающие в кутикуле под действием гироскопического момента. Подобно крыльям, жужжальца активно вибрируют, и когда тело мухи поворачивается, эта вибрация тяжелых масс ткани порождает определенные силы, действующие на основание стебелька. Жужжальца, несомненно, играют роль гироскопов, но они, вероятно, действуют не так, как стабилизирующие гироскопы на судах, которые служат для прямого подавления качки. У мух они действуют непрямым путем: их механорецепторы сигнализируют центральной нервной системе о необходимости тех или иных коррекций полета.

299. ХЕМОРЕЦЕПЦИЯ: ВКУС И ОБОНЯНИЕ

Химические факторы окружающей среды имеют большое значение для всех животных: они вызывают, регулируют или каким-то образом видоизменяют многие формы активности, связанные с питанием, размножением и взаимоотношениями в сообществе. Насекомые, например, используют множество различных химических веществ для передачи сообщений и для защиты от хищников; другие вещества позволяют им распознавать подходящую пищу. Многие позвоночные выделяют специфические пахучие секреты, которыми они метят свою территорию, привлекают особей другого пола или защищаются от врагов. Всякий, кто хоть однажды встречал скус (вонючку), поймет, насколько эффективным может быть такое средство защиты. Кроме того, хеморецепция (в фор-

ме обоняния) помогает хищникам отслеживать добычу, а намеченной жертве — обнаруживать близость хищника.

Чувствительность к тем или иным веществам может быть весьма специфической, т. к. раздражителями могут служить лишь вполне определенные вещества, которые оказывают действие даже в низкой концентрации. Вместе с тем существуют и не очень чувствительные, неспецифические рецепторы; таковы, например, рецепторы в коже лягушки. Если смочить кожу на спине лягушки разбавленной кислотой или концентрированным раствором какой-нибудь неорганической соли, лягушка начнет потирать смоченное место задней ногой. Такого рода *общая химическая чувствительность* часто встречается у водных животных. У позвоночных ею обладают только влажные участки тела. Вспомните, как «щиплет» глаза от дыма или мыла или как чувствительна ссадина на коже к любой жидкости.

К специфическим и высокочувствительным хеморецепторным системам относятся органы *вкуса* и *обоняния*. У человека и других наземных организмов эти два вида чувствительности ясно дифференцированы, но у водных животных, особенно на низших ступенях филогенетического развития, часто трудно бывает решить, какие рецепторы следует считать вкусовыми и какие — обонятельными.

Так как в поведении человека ведущую роль играет зрение, а органы химической чувствительности используются в гораздо меньшей степени, чем у других животных, мы склонны недооценивать их значение. Вероятно, поэтому механизм действия хеморецепторов сравнительно мало изучен.



Рис. 452. Язык 4-летнего мальчика с многочисленными грибовидными сосочками (для контраста на поверхность языка нанесено молоко).

Рис. 453. Грибовидный сосочек с вкусовой почкой на окрашенном гистологическом срезе языка крысы ($\times 286$).

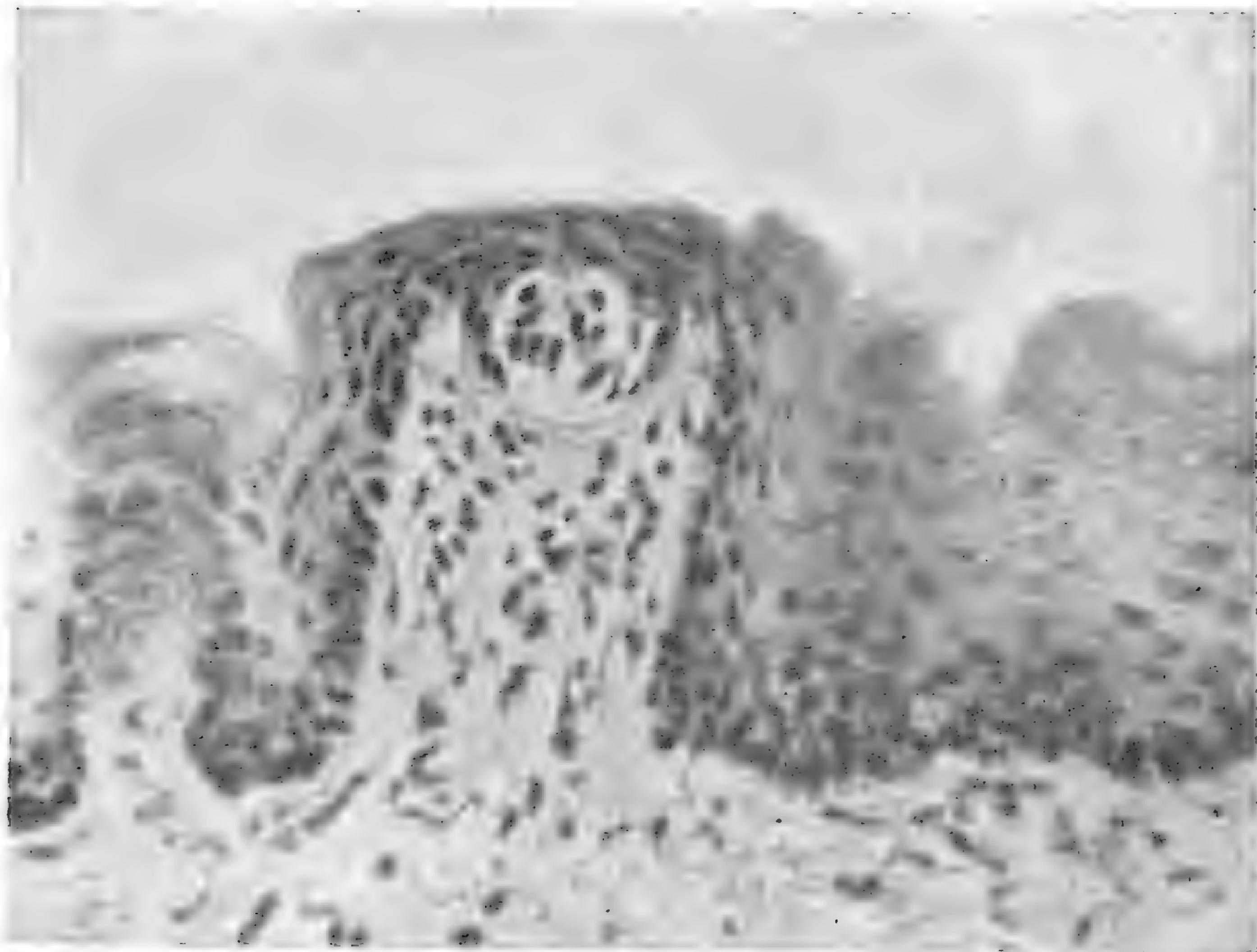
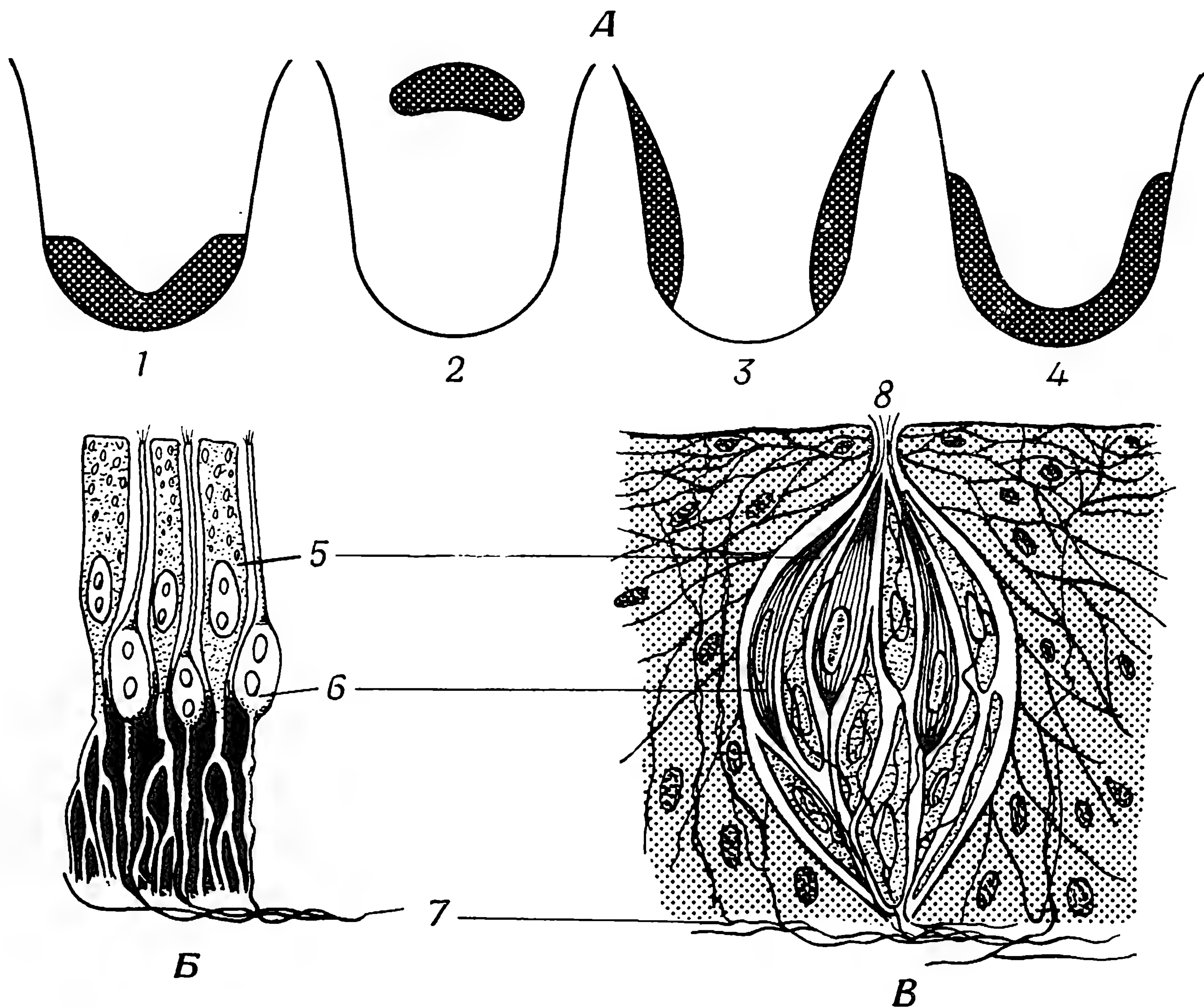


Рис. 454.

А. Распределение на поверхности языка вкусовых почек, чувствительных к сладкому (1), горькому (2), кислому (3) и соленому (4). Б. Клетки обонятельного эпителия носовой полости человека. В. Клетки вкусовой почки в эпителии языка. 5 — поддерживающие клетки; 6 — чувствительные клетки; 7 — нервные волокна; 8 — пора.



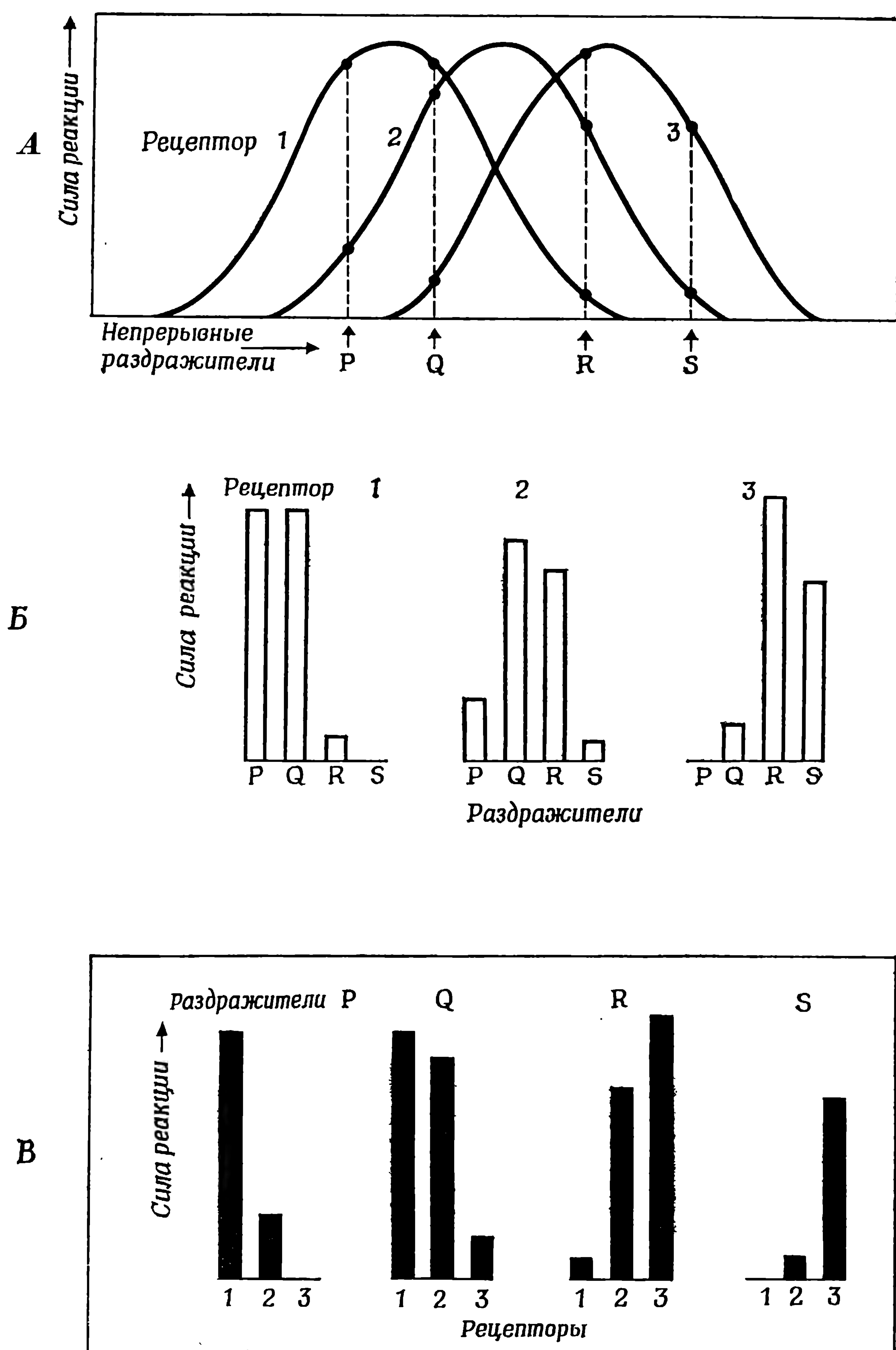


Рис. 455. Типы афферентных волокон и распределение между ними нервной активности.

А. Типы афферентных нервных волокон (или рецепторов). Кривые 1, 2 и 3 отражают реактивность (чувствительность) трех гипотетических типов волокон (или рецепторов) к различным участкам непрерывного «спектра» раздражения. P, Q, R и S — четыре уровня раздражения в пределах этого спектра. Точка пересечения кривой с той или иной вертикальной линией указывает реактивность данного типа волокон по отношению к данному уровню раздражения. Б. Реактивность волокон трех типов по отношению к четырем уровням раздражения, выделенным на графике А. Если бы мы исследовали чувствительность волокон одного из трех типов, пользуясь только этими четырьмя уровнями, то получили бы не сплошную кривую, а один из трех «профилей реактивности», представленных на графиках Б, — тот, который соответствует данному типу волокон. В общем случае было бы столько «профилей реактивности», сколько имеется разных типов волокон. В. Распределение активности между волокнами разного типа при воздействии того или иного раздражения. Каждый уровень раздражения дает определенную, характерную картину такого распределения.

300. ОРГАНЫ ВКУСА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Вкусовые почки представляют собой мельчайшие образования, расположенные главным образом на языке и мягком небе. Они находятся на сосочках четырех различных типов: *желобоватых*, *листовидных*, *грибовидных* (рис. 452) и *нитевидных*. Клетки вкусовых почек на основании их величины и гистологических особенностей раньше делили на два типа: рецепторные и поддерживающие (рис. 453). Проведенное недавно электронно-микроскопическое исследование показало, что дело обстоит сложнее и что существуют все промежуточные формы между этими двумя типами. Кроме того, клетки очень быстро замещаются новыми; полное обновление их занимает от 10 до 30 ч. Свободная поверхность каждой клетки покрыта микроворсинками, многие из которых выступают в просвет крошечной поры, сообщающейся с наружной жидкостью. Никаких «вкусовых волосков», как выяснилось, не существует.

Вкусовая рецепторная клетка представляет собой эпителиальную клетку. Связи ее с нейронами сложны; каждая рецепторная клетка иннервируется двумя или более нейронами. Кроме того, одни нейроны могут быть соединены с одной рецепторной клеткой, а другие — со многими клетками. Эта сложность затрудняет понимание физиологии вкуса.

Обычно различают четыре основных вкусовых ощущения — сладкий, соленый, кислый и горький вкус; теперь к этому следует добавить еще вкус воды. Хотя наибольшая чувствительность к тому или иному вкусу (особенно у человека) свойственна лишь определенным участкам языка (рис. 454), не все сосочки обладают лишь одним видом вкусовой чувствительности. Некоторые сосочки действительно обладают специфичностью в отношении соли, кислоты или сахара, но большинство их реагирует по меньшей мере на два вида вкусовых раздражений. Чувствительность отдельной вкусовой почки также не ограничена определенными веществами. Более того, даже отдельный рецептор (эпителиальная вкусовая клетка) может иногда реагировать на раздражители двух и более видов. Таким образом, восприятие и переработка информации в системе вкусовых рецепторов языка — процесс очень сложный. Распознавание вкуса, вероятно, основано на коде «перекрестного» типа, т. е. каждый рецептор реагирует на несколько категорий веществ, но нет рецепторов, реагирующих совершенно одинаково, так что общая картина сигналов, поступающих в мозг при воздействии на язык разных растворов, различна (рис. 455).

Вкус пищи зависит не только от чисто вкусо-

вой рецепции — это комплекс, состоящий из вкусовых, обонятельных, осязательных и температурных ощущений. Участие обоняния связано с тем, что пахучие вещества из полости рта проникают через хоаны в носовую полость.

301. ОРГАНЫ ВКУСА У НАСЕКОМЫХ

Один из наиболее хорошо изученных органов — это вкусовой (хеморецепторный) волосок мухи (рис. 456). У мух, бабочек и некоторых других насекомых концевые членики ног

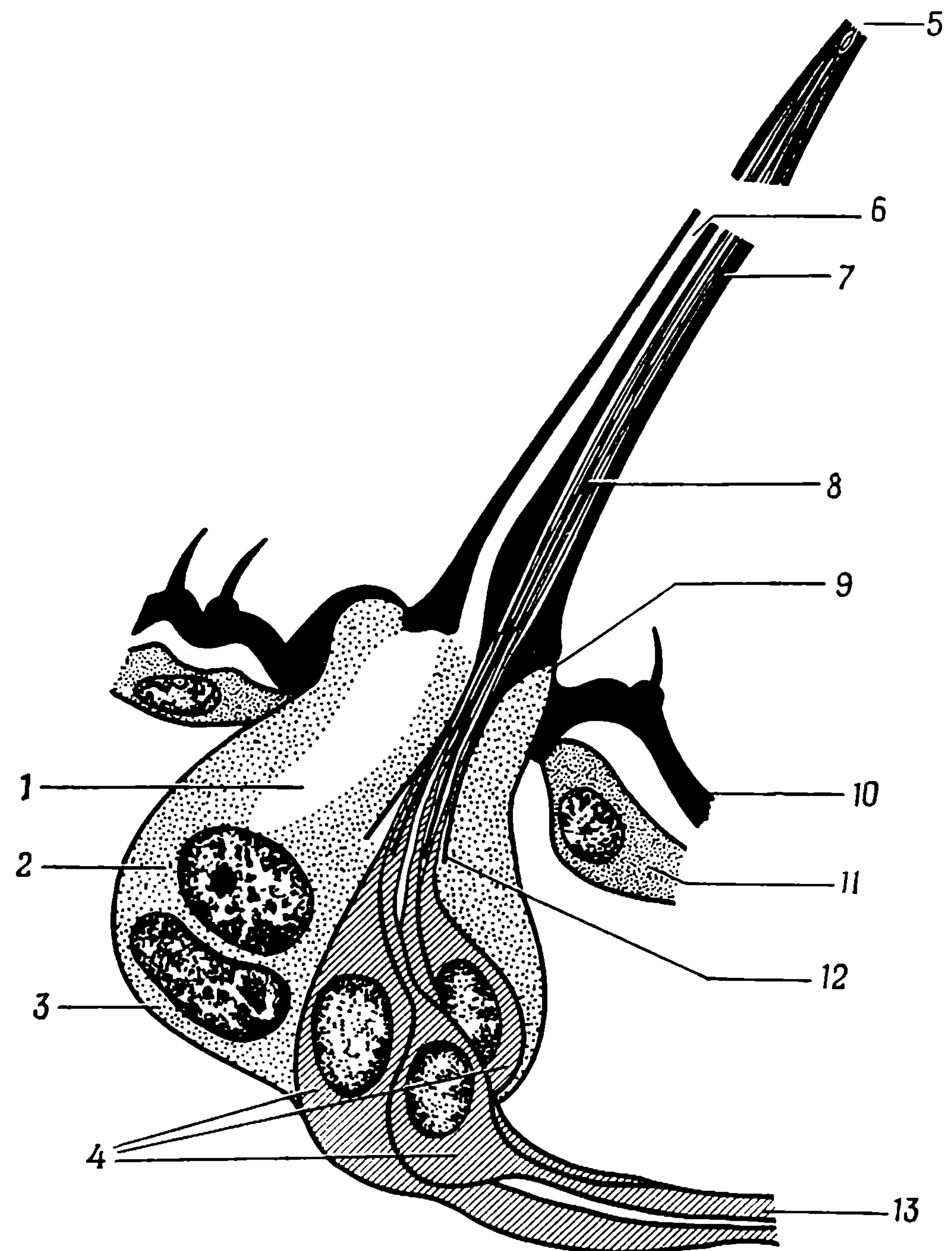


Рис. 456. Схема строения хеморецепторного волоска мясной мухи (показаны три из имеющихся здесь пяти нейронов).

1 — вакуоль; 2 — трихогенная клетка (образующая волосок); 3 — тормогенная клетка (образующая место прикрепления волоска); 4 — биполярные нейроны; 5 — отверстие на кончике; 6 — тонкостенная полость; 7 — дендриты хеморецепторов; 8 — толстостенная полость; 9 — место приращения волоска; 10 — кутикула; 11 — гиподерма; 12 — кутикулярная обкладка дендритов; 13 — аксоны.

и ротовые части снабжены очень чувствительными волосками. У мухи каждый такой волосок содержит четыре вкусовых рецептора и один осязательный. Все это первичные нейроны; один вкусовой рецептор обладает более или менее специфической чувствительностью к сахарам, другой — к воде, остальные два — к солям. Если у мухи, испытывающей жажду, привести один такой волосок в соприкосновение с водой, то соответствующая клетка начнет посылать прямо в центральную нервную систему

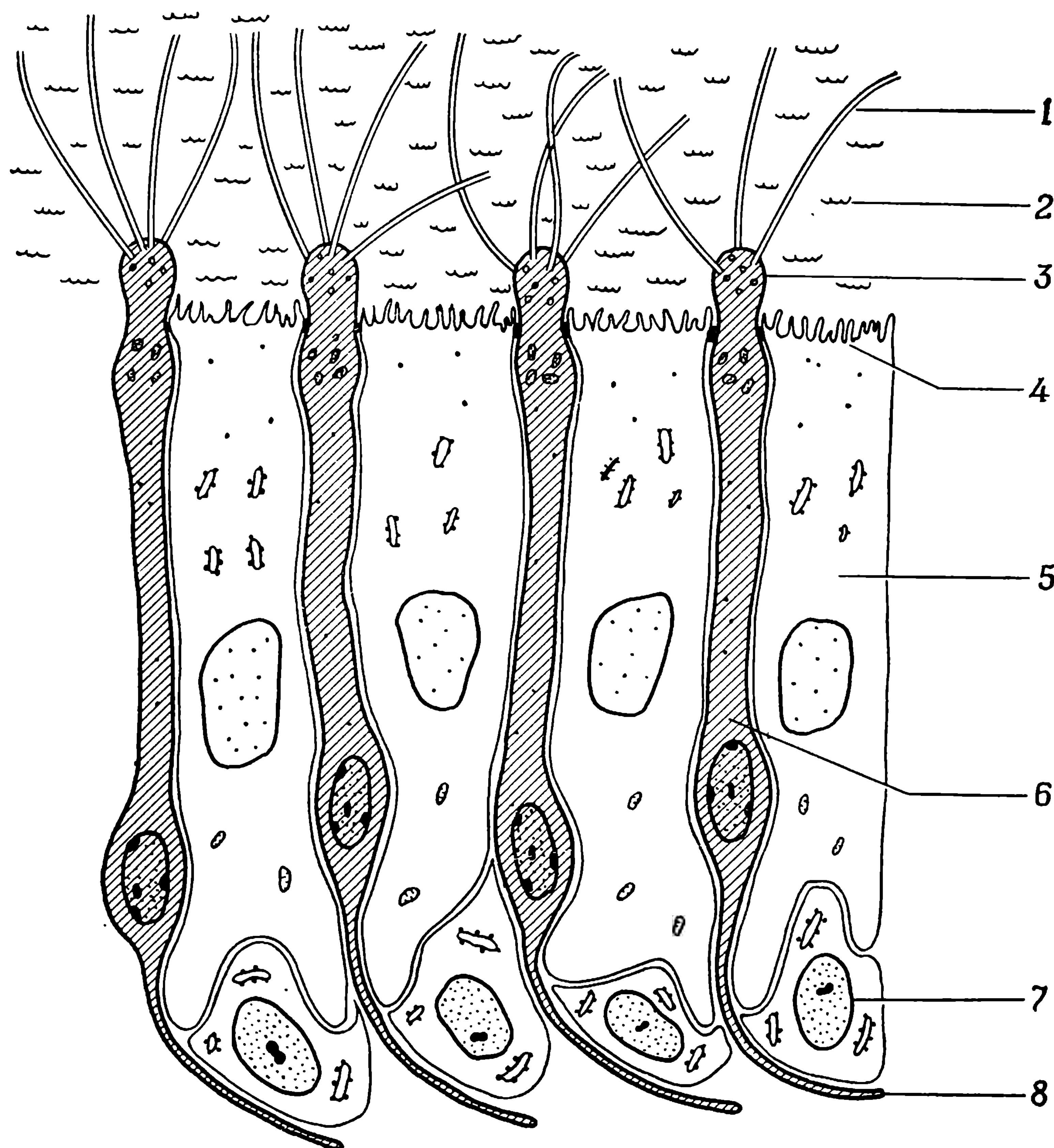


Рис. 457. Упрощенная схема строения обонятельного эпителия; показаны различные виды образующих его клеток.

1 — реснички; 2 — слизь; 3 — обонятельная луковичка; 4 — микроворсинки; 5 — опорная клетка; 6 — обонятельный рецептор; 7 — базальная клетка; 8 — аксон.

импульсы, под действием которых муха выставит свой втяжной хоботок и будет пить воду. Подобным же образом соприкосновение одного волоска с раствором сахара приведет к возбуждению другого рецептора и вызовет реакцию поглощения пищи. Если же раствор содержит соль, то муха отвергнет его.

302. ОБОНЯНИЕ

У наземных позвоночных обонятельными рецепторами служат первичные нейроны, находящиеся в эпителии носовой полости (рис. 457). Каждый из этих нейронов обладает коротким аксоном, который проходит через одно из отверстий в решетчатой кости и сразу же образует синапсы с другими нейронами. Рис. 458 дает представление о сложности нервных сетей обонятельной системы. У кролика, например, имеется 10^8 рецепторов; примерно 26 000 из них соединены с одним клубочком, а каждый клубочек — с 24 митральными и 68 пучковыми клетками. Это создает огромные возможности для обработки информации от обонятельных

рецепторов еще до того, как она поступит в головной мозг.

Мы почти ничего не знаем о механизме стимуляции первичных рецепторов пахучими веществами и о том, как происходит различение многочисленных запахов. Существует много гипотез, но ни одну из них еще нельзя считать вполне доказанной.

303. ФОТОРЕЦЕПЦИЯ И ЗРЕНИЕ

Светочувствительные клетки имеются почти у всех живых организмов. Даже простейшие реагируют на изменения интенсивности света, обычно удаляясь от его источника. Большинство растений обращают свои листья и цветки к солнцу, хотя у них нет никаких специальных светочувствительных структур. У большей части высших животных чувствительность к свету высокоразвита и локализована в определенных клетках. Человеческий глаз — отличный пример чрезвычайно чувствительного специализированного органа для восприятия света. Хорошо адаптированный к темноте глаз может обна-

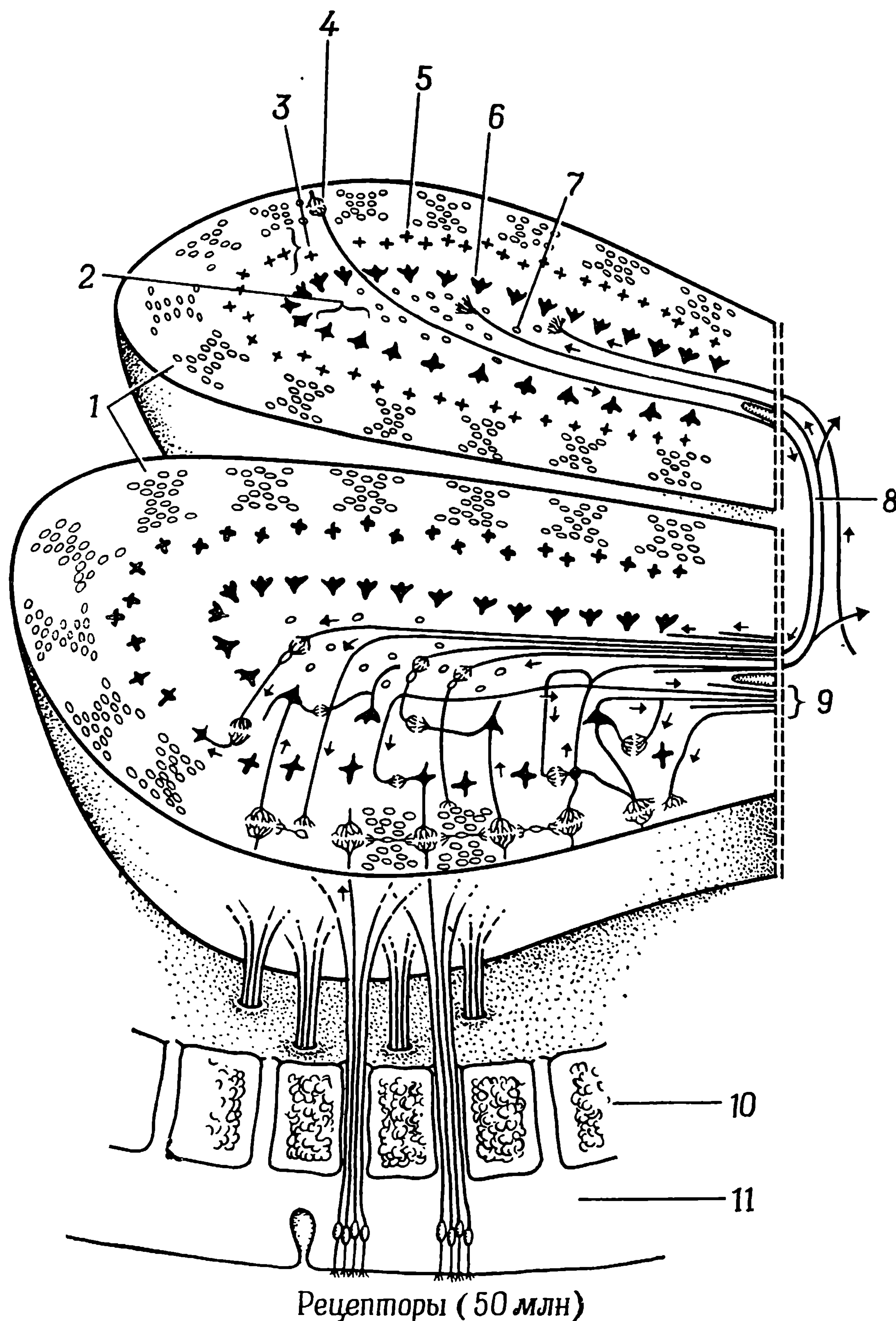


Рис. 458. Строение обонятельных луковиц и их отношение к нервным путям и слизистой носа.

1 — обонятельные луковицы; 2 — внутренний плексиформный слой; 3 — наружный плексиформный слой; 4 — клубочек (1900); 5 — пучковая клетка (150 000); 6 — митральная клетка (45 000); 7 — клетки-зерна; 8 — передняя комиссура; 9 — боковой обонятельный тракт; 10 — решетчатая пластинка; 11 — обонятельный эпителий. (Цифры указывают приблизительное число клеток того или иного типа в одной обонятельной луковице и обонятельном эпителии одной из двух носовых полостей у кролика.)

ружить даже 6 или 10 квантов света. Подобно тому как вещество состоит из мельчайших частиц, известных под названием атомов, свет состоит из очень малых частиц, называемых *фотонами*.

У некоторых простейших имеются «глазные пятна», отличающиеся большей чувствительностью к свету, чем остальная клетка, но самыми примитивными светочувствительными органами на эволюционной лестнице являются «глазки» плоских червей (планарий). Это еще не глаза, а только *фоторецепторы*, так как они неспособны создавать изображение. Они представляют собой чашевидные образования, содержащие черный пигмент, на дне которых расположены группы светочувствительных клеток. Пигмент прикрывает эти клетки от света, падающего со всех сторон, оставляя доступ лишь свету,

падающему сверху и — до некоторой степени — спереди. Это приспособление позволяет планариям определять направление к источнику света.

Первым шагом в эволюции от фоторецептора к настоящему глазу было появление *линзы*, которая могла концентрировать лучи света на группе рецепторных клеток. Когда выработались более совершенные системы с линзами, стало возможным формирование изображений; это были уже глаза в подлинном смысле слова. Наиболее высокоразвитые глаза мы находим у членистоногих (насекомых, ракообразных и т. д.), головоногих моллюсков (осьминогов, кальмаров и т. п.) и позвоночных. Существует два основных типа глаз: *камерные* глаза головоногих и позвоночных и *фасеточные* глаза членистоногих.

304. ГЛАЗ ЧЕЛОВЕКА

Глаз кальмара или осьминога можно сравнить с простой фотокамерой с малочувствительной черно-белой пленкой, а человеческий глаз — с первоклассной «лейкой», заряженной чрезвычайно чувствительной цветной пленкой.

Глаз (рис. 459) имеет двояковыпуклую линзу, называемую *хрусталиком*, которая может фокусироваться на различные расстояния, диафрагму — *радужную оболочку*, регулирующую

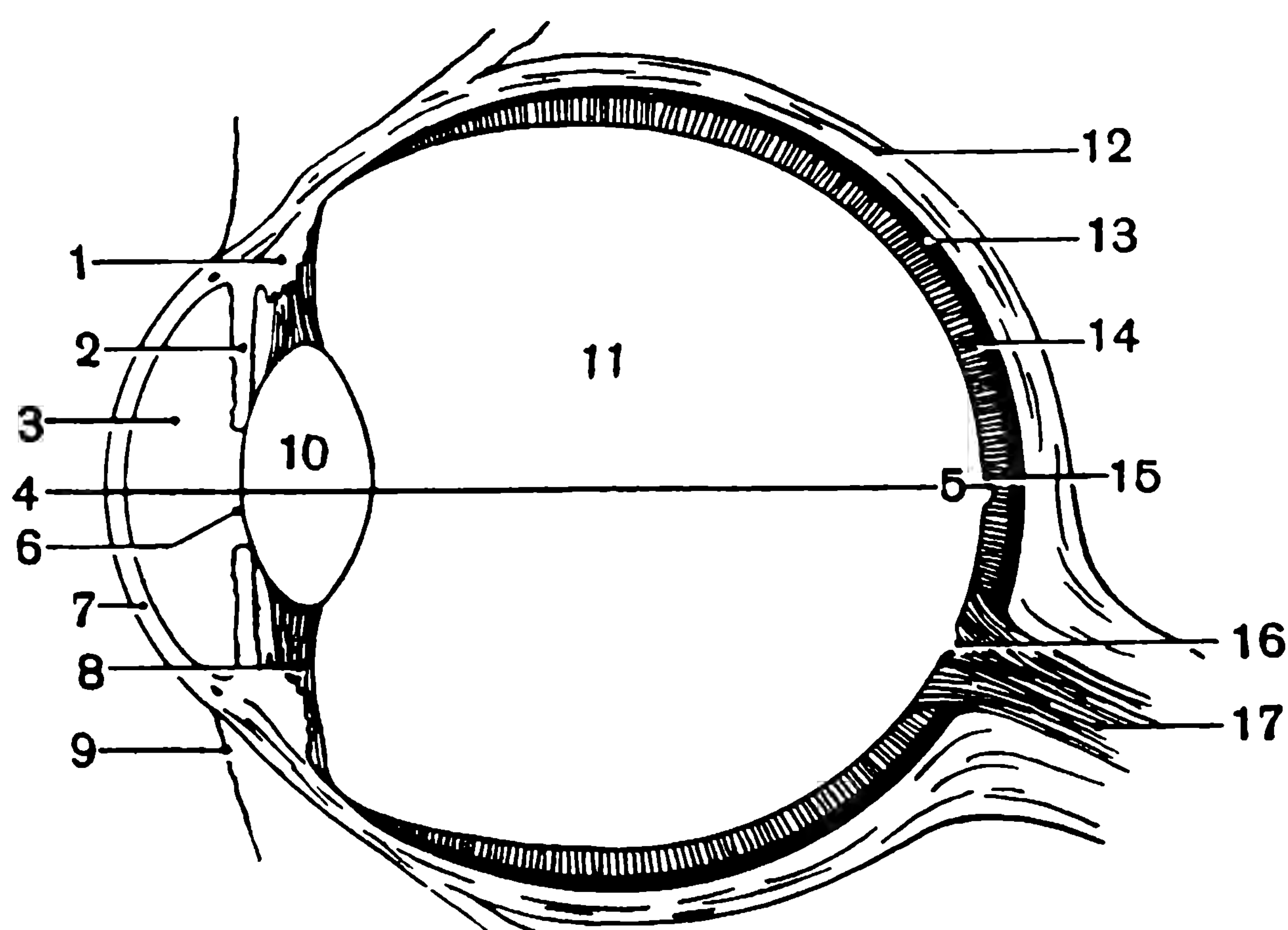


Рис. 459. Схематический разрез глаза человека.

Показано расположение сетчатки, в которой находятся светочувствительные палочки и колбочки; хрусталик и роговица фокусируют световые лучи на сетчатку, а радужная оболочка регулирует количество проходящего в глаз света путем изменения диаметра зрачка. В глазу человека установка фокуса для близких и далеких предметов производится путем изменения формы хрусталика; у некоторых птиц с этой целью изменяется кривизна роговицы, а у рыб — положение хрусталика в глазу (подобно тому как в фотоаппаратах для установки фокуса изменяют положение объектива); у моллюсков для фокусирования изображений далеких предметов глаз укорачивается, что уменьшает расстояние между сетчаткой и хрусталиком. 1 — ресничная мышца; 2 — радужная оболочка; 3 — водянистая влага; 4—5 — оптическая ось; 6 — зрачок; 7 — роговица; 8 — цилиарная связка; 9 — конъюнктура; 10 — хрусталик; 11 — стекловидное тело; 12 — склера; 13 — сосудистая оболочка; 14 — сетчатка; 15 — центральная ямка; 16 — слепое пятно; 17 — зрительный нерв.

размер отверстия, через которое проходит свет, — *зрачка*, — и светочувствительную *сетчатку*, или *ретину*, расположенную в глубине глаза и соответствующую пленке фотокамеры. Непосредственно за сетчаткой находится слой клеток, наполненных черным пигментом, который поглощает излишний свет и предотвращает смазывание изображения светом, отраженным от внутренних поверхностей. Этот слой, называемый *сосудистой оболочкой*, содержит также кровеносные сосуды, питающие сетчатку.

Наружная оболочка глазного яблока, называемая *склерой*, представляет собой жесткую, непрозрачную, сферическую соединительнотканную капсулу, которая защищает внутренние

структуры и помогает глазу сохранять свою форму. На передней поверхности глаза склера переходит в более тонкую, прозрачную *роговицу*, через которую в глаз проникает свет.

Тотчас позади зрачка находится прозрачное и эластичное чечевицеобразное тело — *хрусталик*, который преломляет входящие в глаз лучи, фокусируя их на сетчатке. В этом ему помогают выпуклая поверхность роговицы и преломляющие свойства внутриглазных жидкостей. Полость между роговицей и хрусталиком наполнена так называемой *водянистой влагой*; более объемистая камера между хрусталиком и сетчаткой наполнена более вязким веществом, образующим *стекловидное тело*; водянистая влага и стекловидное тело играют важную роль в поддержании формы глазного яблока. Их выделяет *цилиарное*, или *ресничное*, тело — образование, к которому прикрепляется связка, удерживающая хрусталик на месте.

Глаз способен к *аккомодации*, т. е. к изменению фокусного расстояния хрусталика для рассматривания предметов, находящихся на близких или далеких расстояниях, путем изменения кривизны хрусталика. Эта кривизна может регулироваться путем натяжения или расслабления *цилиарной связки*, прикрепляющей хрусталик к цилиарному телу. Давление внутренних жидкостей стремится растянуть глазное яблоко, и это натяжение передается через цилиарную связку на хрусталик. Растягиваясь, хрусталик уплощается и фокусирует на сетчатке лучи от далеких предметов; таково состояние глаза в покое. Непосредственно перед цилиарным телом находится прикрепленная к цилиарной связке цилиарная мышца, которая, сокращаясь, противодействует усилию, растягивающему эту связку и хрусталик, так что последний принимает более сферическую форму, необходимую для «ближнего» зрения.

С возрастом хрусталик становится менее эластичным и поэтому менее способным к аккомодации для «ближнего» зрения. Для замены этой утраченной способности глаза при чтении и т. д. приходится надевать очки.

Количество входящего в глаз света регулируется *радужной оболочкой* — мышечным кольцом, имеющим голубую, зеленовато-серую или коричневую окраску в зависимости от количества и характера находящегося в нем пигмента. Это образование состоит из двух групп мышечных волокон — *кольцевых*, которые при своем сокращении уменьшают величину зрачка, и *радиальных*, при сокращении которых зрачок расширяется. Реакция этих мышц на изменение интенсивности света происходит не мгновенно: для нее требуется от 10 до 30 с; когда мы переходим

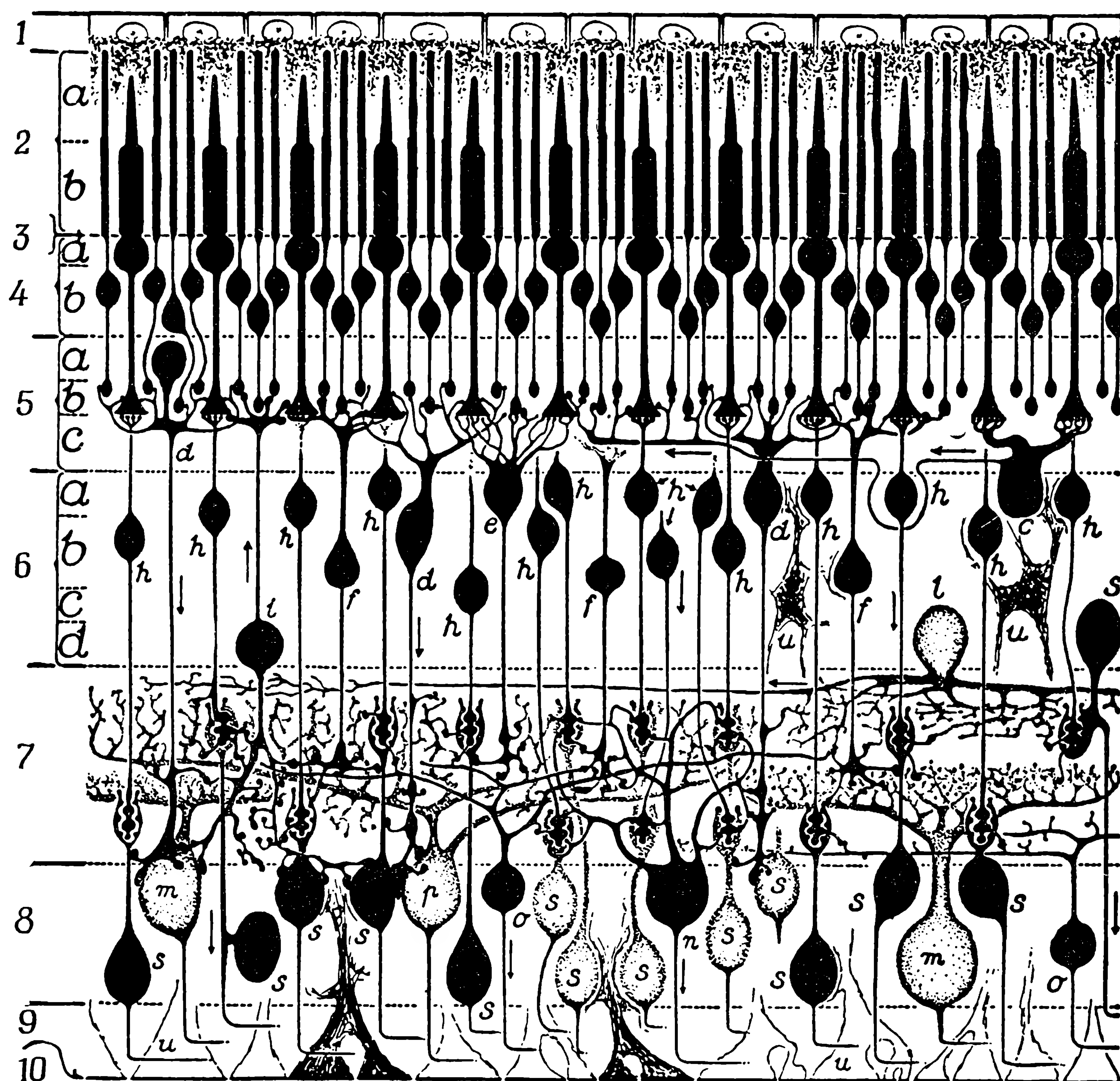
из освещенного места в темное, то должно пройти некоторое время, прежде чем глаза привыкнут к темноте, а когда мы выходим из темного помещения на ярко освещенную улицу, свет слепит глаза, пока зрачок не сузится.

Каждый глаз снабжен шестью мышцами, идущими от поверхности глазного яблока к различным точкам костей глазницы, что позволяет всему глазу двигаться и поворачиваться в определенную сторону. Эти мышцы иннервированы таким образом, что оба глаза в нормальных условиях движутся совместно и бывают направлены на одну и ту же точку.

Единственной светочувствительной частью глаза является *сетчатка* — оболочка, образующая полусферу и состоящая из множества рецепторных клеток, называемых в соответствии с их формой *палочками* и *колбочками*. Всего в глазу около 125 млн. палочек и 6,5 млн. колбочек.

Кроме того, сетчатка содержит много сенсорных и вставочных нейронов и их аксонов. Интересно, что светочувствительные клетки находятся в заднем слое сетчатки; чтобы дойти до них, свет должен пройти через несколько слоев нервных клеток (рис. 460). Глаз развивается как вырост головного мозга, и в процессе развития стенка этого выроста складывается таким образом, что чувствительные клетки оказываются в самом глубоком слое сетчатки (рис. 461). В одном участке задней стороны глаза отдельные чувствительные аксоны сходятся и образуют зрительный нерв, выходящий из глазного яблока. Здесь нет ни палочек, ни колбочек. Этот участок называется *слепым пятном*, так как падающие на него изображения не могут быть восприняты. Его существование можно обнаружить, если закрыть левый глаз и смотреть правым на знак «+» на рис. 462. Поставьте страницу на расстоя-

Рис. 460. Схема строения сетчатки глаза у приматов (по данным изучения многочисленных срезов сетчатки человека, шимпанзе и макака, окрашенных по методу Гольджи).



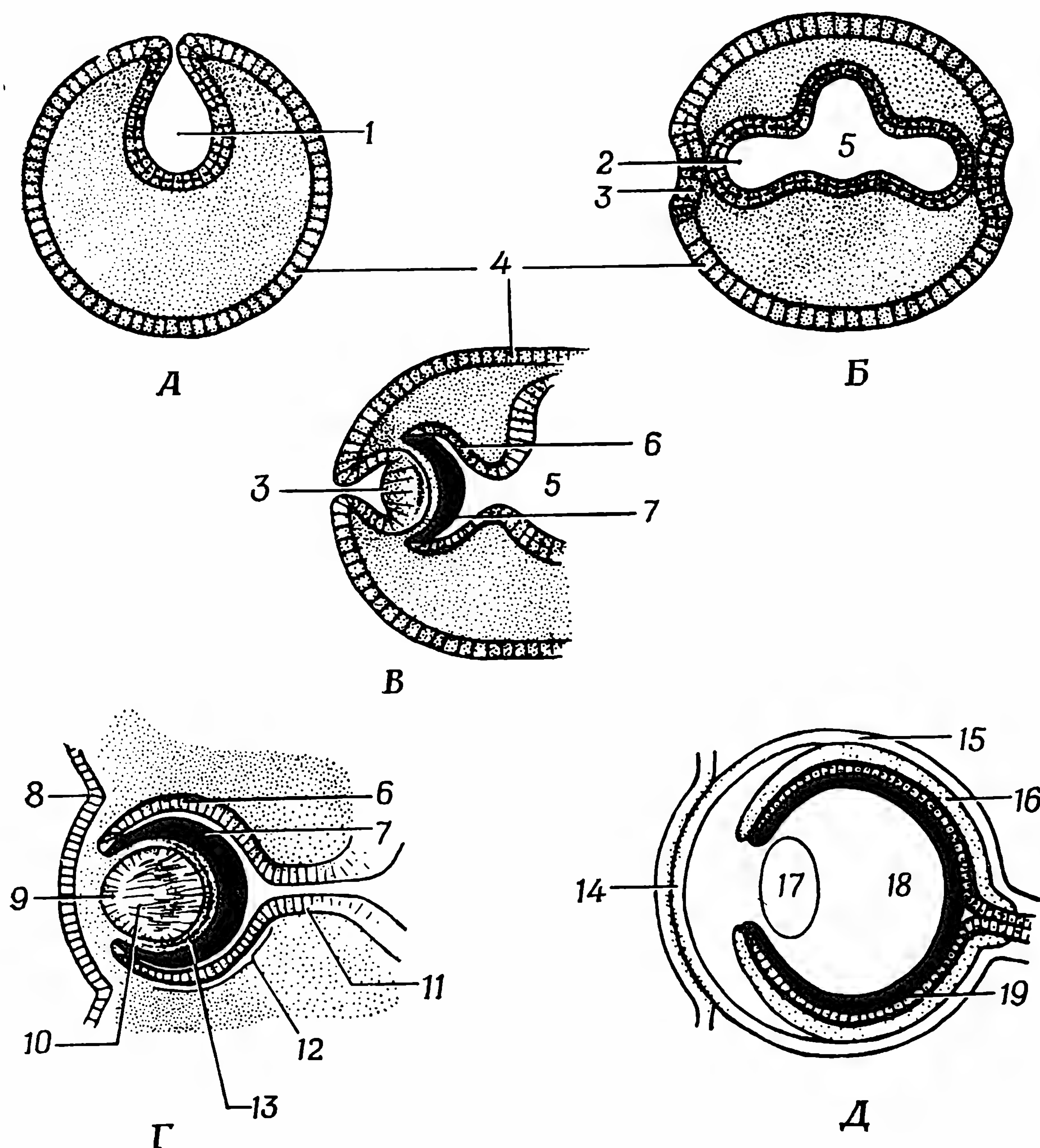


Рис. 461. Некоторые этапы (А — Д) развития глаза у человека.

В обе стороны от головного мозга растут глазные пузыри, которые приходят в соприкосновение с эктодермальными зачатками хрусталика (Б). В этом месте эктодерма впячивается внутрь (В), вызывая такое же впячивание части глазного пузыря, из которой образуется глазная чаша (Г). 1 — развивающаяся полость мозга; 2 — глазной пузырь; 3 — зачаток хрусталика; 4 — эктодерма; 5 — полость мозга; 6 — пигментный слой сетчатки; 7 — нервный слой сетчатки; 8 — эпителиальный слой роговицы; 9 — эпителиальный слой хрусталика; 10 — волокна хрусталика; 11 — глазной стебелек; 12 — глазная чаша; 13 — развивающееся стекловидное тело; 14 — роговица; 15 — склера; 16 — сосудистая оболочка; 17 — хрусталик; 18 — стекловидное тело; 19 — сетчатка.

ние около 13 см от глаза и отодвигайте ее до тех пор, пока белый кружок не исчезнет. При этом положении изображение кружка попадает на слепое пятно и поэтому не воспринимается.

В середине сетчатки, на прямой, проходящей через центры роговицы и хрусталика, находится область наибольшей остроты зрения — небольшой углубленный участок, называемый

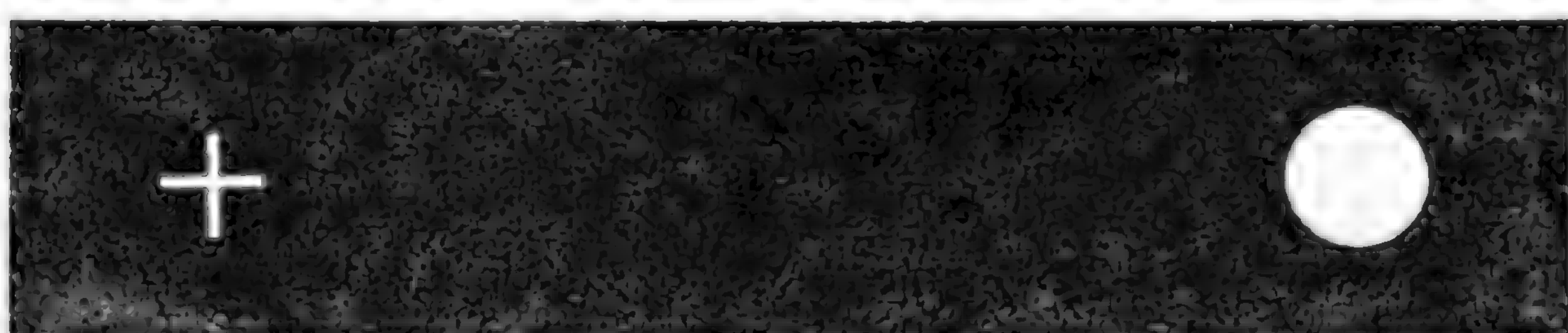


Рис. 462. Выявление слепого пятна сетчатки (объяснение см. в тексте).

центральной ямкой. Здесь сосредоточены светочувствительные колбочки, ответственные за «дневное» зрение (зрение при ярком свете), за различение деталей и за цветное зрение.

У человека с нормальным зрением глаза постоянно находятся в движении. Даже если

взгляд фиксирован на каком-либо неподвижном объекте, глаз совершает незначительные непроизвольные движения. Таким образом, изображение на сетчатке находится в непрерывном движении, сползая с середины центральной ямки и быстро возвращаясь на прежнее место. На эти движения накладывается очень быстрый тремор глаза. Если при помощи специальных приспособлений обеспечить неподвижность изображения на сетчатке, оно блекнет и исчезает, а затем появляется вновь, полностью или частично. Как показали эксперименты, то, что человек «видит», зависит, по крайней мере частично, от того, имеет ли видимое для него смысл или нет.

Другие светочувствительные клетки — палочки — более многочисленны на периферии сетчатки, вдали от центральной ямки. Они функционируют в сумерках или при слабом свете и нечувствительны к цвету. Обычно мы не замечаем, что можем воспринимать цвет лишь тех объектов, которые находятся прямо или почти прямо перед глазами, но этот факт можно продемонстрировать с помощью простого опы-

та. Если закрыть один глаз и направить другой на какую-либо точку, находящуюся прямо перед глазами, а затем постепенно вводить в поле зрения сбоку какой-либо цветной предмет, то присутствие этого предмета, его величина и форма будут замечены раньше, чем его цвет. Цвет можно определить лишь тогда, когда предмет приблизится к центральной части поля зрения, так что его изображение упадет на область сетчатки, содержащую колбочки. Палочки даже более чувствительны к слабому свету, чем колбочки. Так как палочки находятся не в центре сетчатки, а на ее периферии, то при слабом освещении можно, как это ни странно, увидеть предмет лучше, если смотреть не прямо на него (ибо тогда его изображение упадет на колбочки в центре сетчатки), а слегка в сторону, чтобы изображение его падало на палочки, находящиеся на периферии сетчатки.

305. ХИМИЯ ЗРЕНИЯ

Все зрительные пигменты построены по одному плану: они состоят из белка и присоединенного к нему хромофора. Родопсин, или зрительный пурпур, состоит из белка опсина и содержит в качестве хромофора ретинал₁; это зрительный пигмент палочек большинства позвоночных и зрительных рецепторных клеток насекомых. Колбочки содержат иодопсин — зрительный пигмент с тем же хромофором (ретиналом₁), но другим белком; он имеется у человека, кур, кошек, змей, лягушек и раков. Пресноводные рыбы обладают иными зрительными пигментами; пигмент палочек (порфиросин) состоит у них из ретинала₂ и опсина, а пигмент колбочек (цианопсин) — из ретинала₂ и другого белка. Цианопсин встречается в глазах пресноводных рыб, черепах и головастика. Интересно, что в глазу угрей и лососевых рыб, переходящих из моря в реки и обратно, содержится как родопсин, так и порфиросин, причем преобладает порфиросин, который особенно характерен для периода нереста (происходящего в пресной воде).

У морской миноги во время скатывания в море палочки содержат главным образом родопсин, а во время хода половозрелых особей вверх по реке — главным образом порфиросин. У бесхвостых амфибий замена порфиросина на родопсин происходит при превращении головастика во взрослую форму.

Ретинен — это альдегидная форма витамина А (ретинола); он образуется из ретинола в результате окисления, катализируемого алкогольдегидрогеназой. Как уже говорилось, ретинен может соединяться с различными опси-

нами, образуя зрительные пигменты разного типа.

В глазах моллюсков, членистоногих и позвоночных, возникавших в ходе эволюции независимо друг от друга, происходит одна и та же основная химическая реакция — переход ретина под действием света из *цис*-формы в *транс*-форму. Это единственная фотохимическая реакция; все остальные процессы могут протекать в темноте. Фотохимическая реакция сводится к простой перестройке молекулярной структуры и может происходить очень быстро. Световая энергия превращает родопсин (содержащий ретинен в *цис*-форме) в люмиродопсин — неустойчивое соединение, содержащее ретинен в *транс*-форме; люмиродопсин превращается сначала в метародопсин, а затем в свободный ретинен и в опсин (рис. 463). Возбуждение нервных импульсов палочками происходит в том случае, когда свет, падая на родопсин, вызывает быструю изомеризацию *цис*-ретинена в полностью *транс*-форму. Полностью *транс*-форма не так точно соответствует определенному участку молекулы опсина, как изогнутая молекула *цис*-формы, и поэтому люмиродопсин и метародопсин легче гидролизуются. Реакция отщепления ретинена от опсина протекает гораздо медленнее, чем изомеризация, — слишком медленно, чтобы можно было отнести за ее счет высокую скорость процесса фоторецепции.

Для ресинтеза родопсина из ретинена и опсина необходимо, чтобы ретинен сначала вновь перешел в *цис*-форму (чтобы произошла его *реизомеризация*). После этого ретинен вновь становится способным соединяться с опсином, образуя родопсин, что обеспечивает возможность повторного возбуждения палочек. Родопсин участвует в циклическом процессе: он непрерывно синтезируется и, после того как свет вызовет изомеризацию *цис*-ретинена в *транс*-форму, образуется люми-, а затем метародопсин, который расщепляется с образованием свободного ретинена и опсина. Затем свободная полностью *транс*-форма ретинена превращается в витамин А, реизомеризуется в *цис*-форму и только после этого может реагировать с опсином, образуя новый родопсин.

Было показано, что поглощение одного кванта света одной молекулой родопсина ведет к возбуждению одной палочки. При воздействии на глаз вспышки света, продолжающейся лишь 0,000001 с, мы видим свет в течение примерно 0,1 с. На протяжении этого времени сетчатка остается возбужденной, и это, по-видимому, соответствует времени сохранения люмиродопсина в палочках. Благодаря этой «инерции» изображений в сетчатке быстро сменяющие друг

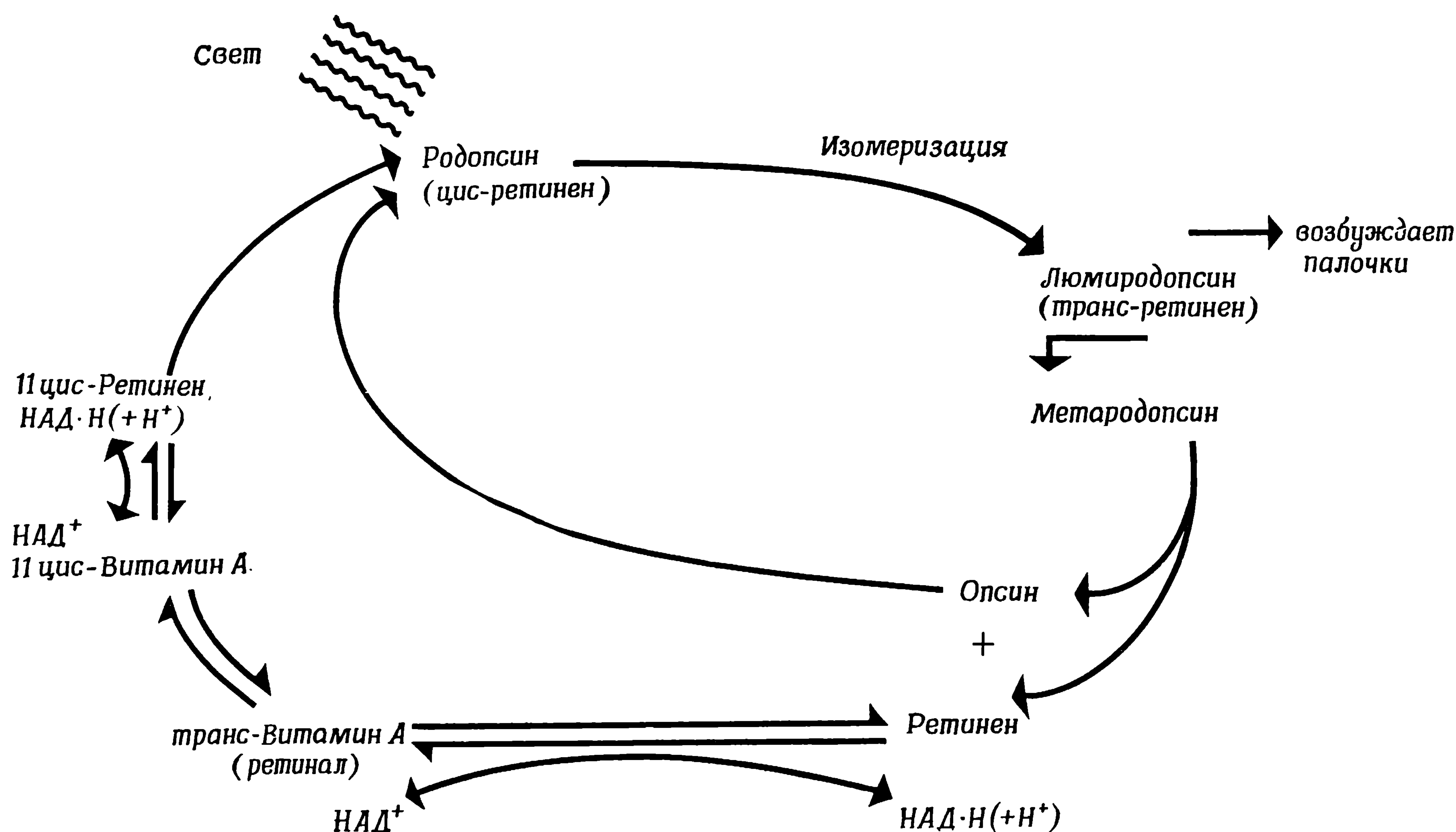


Рис. 463. Химическая система, определяющая светочувствительность палочек.

друга картины на экранах кино или телевизоров сливаются в глазу и создают впечатление непрерывности.

Способность видеть чрезвычайно слабый свет определяется содержанием в палочках сетчатки родопсина, а оно в свою очередь зависит от относительной скорости синтеза и расщепления родопсина. На ярком свете большая часть родопсина расщепляется на свободный ретинен и опсин. Синтез родопсина — относительно медленный процесс, и концентрация родопсина в сетчатке никогда не бывает очень высокой, пока на глаз падает яркий свет. Когда глаз достаточно защищен от света, расщепление родопсина прекращается, и его концентрация постепенно восстанавливается, пока по существу весь опсин не превратится в родопсин. Чувствительность глаза к свету (зависящая от количества наличного родопсина) может увеличиться в тысячу раз, если адаптация глаза к темноте продолжалась несколько минут, и в сотни тысяч раз — если глаза адаптировались в течение часа.

306. ЦВЕТОВОЕ ЗРЕНИЕ

Относительно химизма колбочек и цветового зрения у нас сведений меньше; известно, однако, что колбочки содержат аналогичный родопси-

ну светочувствительный пигмент *иодопсин*, состоящий из ретинена и другого опсина. Колбочки значительно менее чувствительны к свету, чем палочки, и не могут обеспечивать зрение при слабом освещении. Основная функция колбочек — воспринимать цвета. Данные психологических опытов подтверждают гипотезу о том, что существует три различных типа колбочек, реагирующих соответственно на синий, зеленый и красный свет. К тому же недавно было показано, что из сетчатки человека и обезьяны можно выделить цветовые рецепторы трех типов — для красного, зеленого и синего цвета. Каждый тип колбочек может реагировать на свет в пределах значительного участка спектра. Так, «зеленые» колбочки могут реагировать на свет с длиной волны от 450 до 675 нм, т. е. синий, зеленый, желтый, оранжевый и красный, но на зеленый свет они реагируют сильнее, чем на любой другой. Промежуточные цвета (т. е. все цвета, кроме синего, зеленого и красного) воспринимаются при одновременном раздражении колбочек двух или более типов. Согласно этой теории, желтый свет (с длиной волны 550 нм) вызывает возбуждение «зеленых» и «красных» колбочек приблизительно в равной степени, и мозг интерпретирует это как «желтый цвет». Цветовая слепота объясняется отсутствием в сетчатке колбочек одного или нескольких

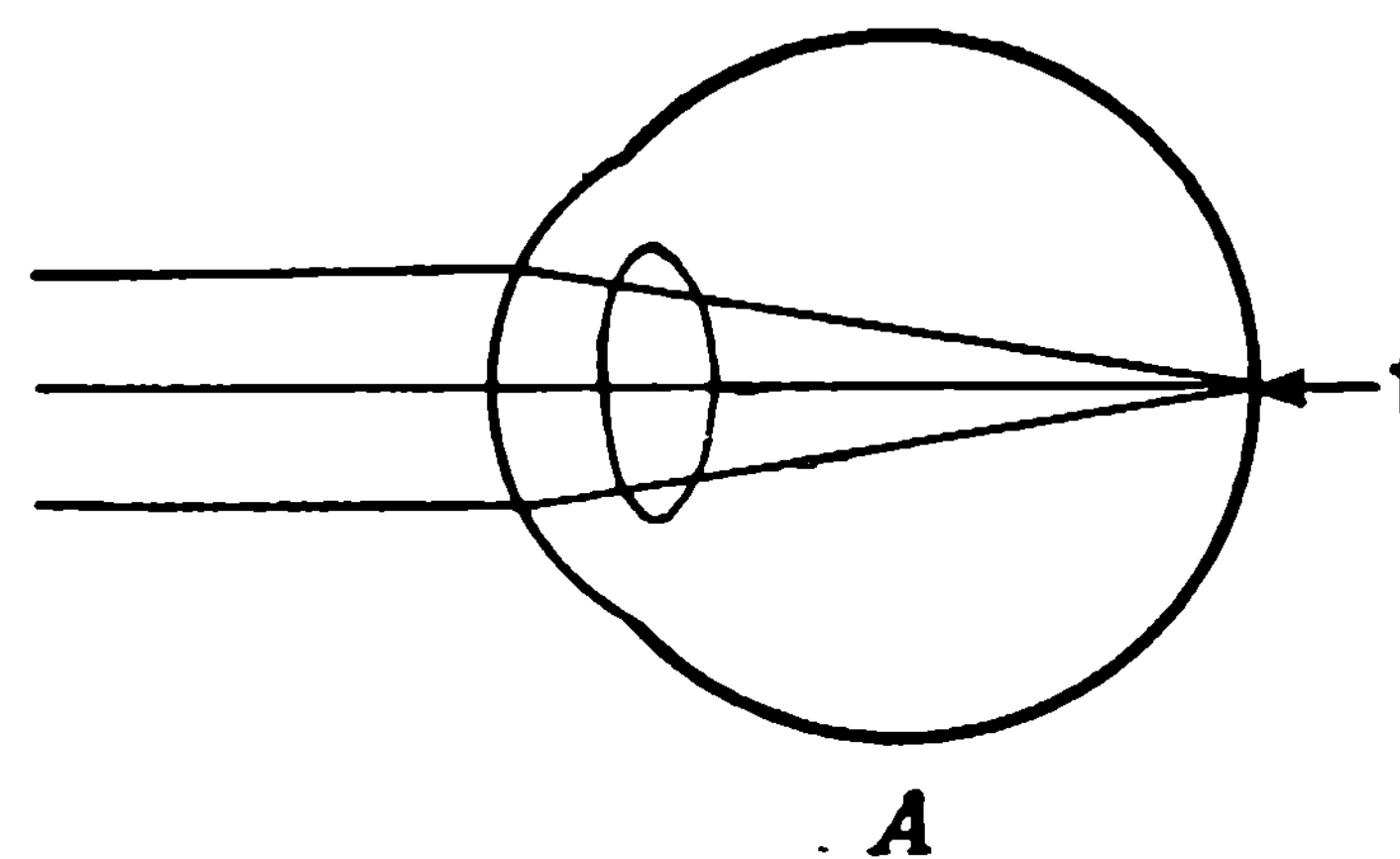
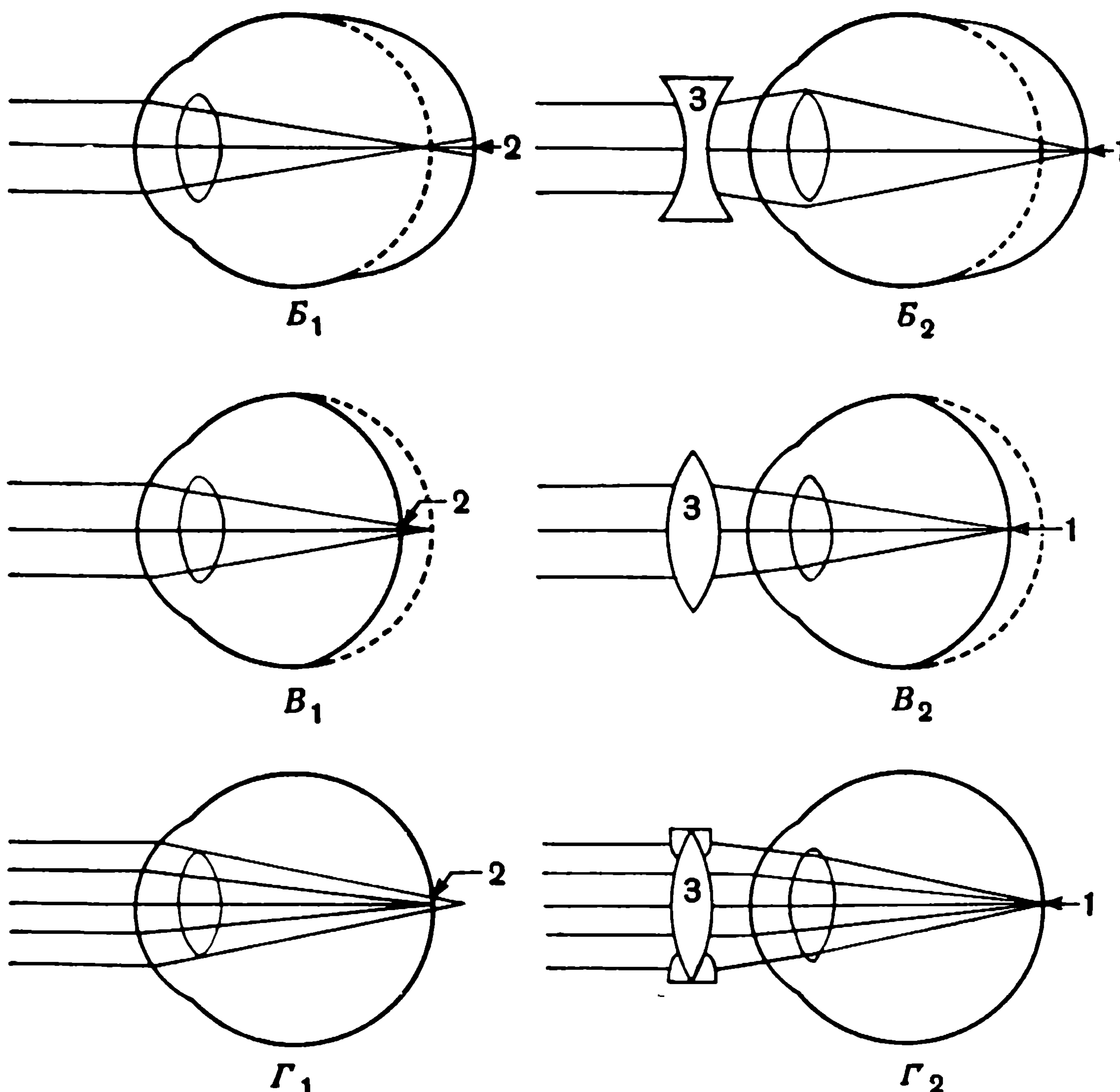


Рис. 464. Ход лучей света в глазу при наиболее обычных аномалиях зрения.

А. Нормальный глаз. Параллельные лучи света, идущие от определенной точки в пространстве, фокусируются в некоторой точке на сетчатке. B_1 . Близорукий глаз. Глазное яблоко вытянуто, поэтому параллельные лучи сходятся в точке, расположенной впереди сетчатки (на пунктирной линии, показывающей положение сетчатки в нормальном глазу), и образуют на сетчатке размытое изображение. Эта аномалия корректируется вогнутой линзой, помещенной перед глазом (B_2). Лучи при этом расходятся, и фокус перемещается на сетчатку. B_1 . Дальнозоркий глаз. Глазное яблоко укорочено, и лучи света фокусируются позади сетчатки. B_2 . Выпуклая линза собирает лучи света таким образом, что глаз может сфокусировать их на сетчатке. Γ_1 . Глаз с астигматизмом. Лучи света, проходящие через одну часть хрусталика, фокусируются на сетчатке, тогда как лучи, проходящие через другую часть хрусталика, отклоняются; это происходит из-за неодинаковой кривизны хрусталика или роговицы Γ_2 . С помощью цилиндрических линз можно заставить лучи проходить только через определенные части глаза. 1 — четкое изображение; 2 — размытое изображение; 3 — коррекция.



типов, что связано с отсутствием гена, контролирующего их образование.

307. ДЕФЕКТЫ ЗРЕНИЯ

Из дефектов глаза у человека наиболее обычны *близорукость* (миопия), *дальнозоркость* (гиперметропия) и *астигматизм*. В нормальном глазу (рис. 464, А) глазное яблоко имеет такую форму, что сетчатка расположена на определенном расстоянии позади хрусталика и световые лучи сходятся в центральной ямке. При близорукости (рис. 464, B) глазное яблоко слишком вытянуто и сетчатка чересчур удалена от хрусталика, так что лучи света сходятся в точке, лежащей впереди сетчатки, а на уровне сетчатки вновь расходятся, создавая размытое изображение. При дальнозоркости (рис. 464, B) глазное яблоко чересчур укорочено и сетчатка на-

ходится слишком близко к хрусталику; поэтому световые лучи падают на сетчатку еще до того, как они сойдутся в фокусе, что опять-таки приводит к нечеткости изображения. Вогнутые линзы исправляют близорукость, отодвигая место пересечения лучей назад, а выпуклые линзы исправляют дальнозоркость, заставляя лучи света сходиться ближе к хрусталику.

При астигматизме кривизна роговицы неодинакова в разных плоскостях, и поэтому световые лучи, лежащие в одной плоскости, фокусируются не в той точке, где фокусируются лучи, лежащие в другой плоскости. Линзы для исправления астигматизма должны быть отшлифованы неравномерно, чтобы компенсировать неравномерную кривизну роговицы.

У старых людей хрусталик может потерять свою прозрачность; став непрозрачным, он будет препятствовать прохождению света к сет-

чатке, вызывая слепоту. Единственное возможное лечение — хирургическое удаление хрусталика. При этом зрение восстанавливается, но глаз теряет способность фокусировать, так что оперированный должен носить для замены хрусталика специальные очки.

308. БИНОКУЛЯРНОЕ ЗРЕНИЕ И ВОСПРИЯТИЕ ГЛУБИНЫ

Расположение глаз на голове человека и некоторых других высших позвоночных позволяет направлять оба глаза на один и тот же объект. Это *бинокулярное зрение* играет важную роль в оценке расстояний и глубины. Для того чтобы фиксировать глазами близкий предмет, необходима конвергенция (незначительное перекрещивание зрительных осей). В глазных мышцах, производящих конвергенцию, находятся проприоцепторы, которые при сокращении этих мышц возбуждаются и посылают импульсы в головной мозг; таким образом, наша оценка расстояний и глубины отчасти зависит от импульсов, возникающих при стимуляции чувствительных нервных волокон в этих мышцах. Кроме того, глаза, находясь на расстоянии примерно 5 см друг от друга, видят предметы под слегка различными углами и поэтому дают несколько различные изображения одного и того же близкого предмета. Трехмерности зрительного восприятия способствует и ряд других факторов: различие в величине изображений далеких и близких предметов на сетчатке, перспектива, тени, способность одних предметов заслонять другие, высота объектов

над горизонтом, воздушная перспектива (уменьшение четкости и контрастности с увеличением расстояния).

309. СЛОЖНЫЕ (ФАСЕТОЧНЫЕ) ГЛАЗА

Сложный глаз членистоногого состоит из сотен или даже тысяч *униполярных нейронов*, собранных в группы по 7 или 8; каждая такая группа снабжена собственной роговицей и собственным хрусталиком (рис. 465). *Роговица* — это прозрачный утолщенный участок кутикулы, а *хрусталик* образуется особыми эпителиальными клетками. Структурный элемент глаза, состоящий из роговицы, хрусталика и нейронов, называется *фасеткой* или *омматидием*. Он окружен оболочкой из пигментных клеток. У ночных и сумеречных насекомых и у многих ракообразных пигмент способен перемещаться ближе к поверхности или, наоборот, уходить в глубину (рис. 465). Когда он находится в глубине глаза, каждый омматидий отделен от соседних и на рецепторы может воздействовать только свет, направление которого совпадает с осью данного омматидия; если же пигмент перемещен ближе к поверхности, свет, падающий под косым углом, может пронизывать несколько омматидиев и раздражать большое число клеток сетчатки. Таким образом, при слабом освещении чувствительность глаза увеличивается, а при ярком свете глаз оказывается защищенным от чрезмерной стимуляции. У насекомых перемещение пигмента находится под нервным, а у ракообразных — под гормональным контролем; у некоторых видов оно обнаруживает суточный ритм.

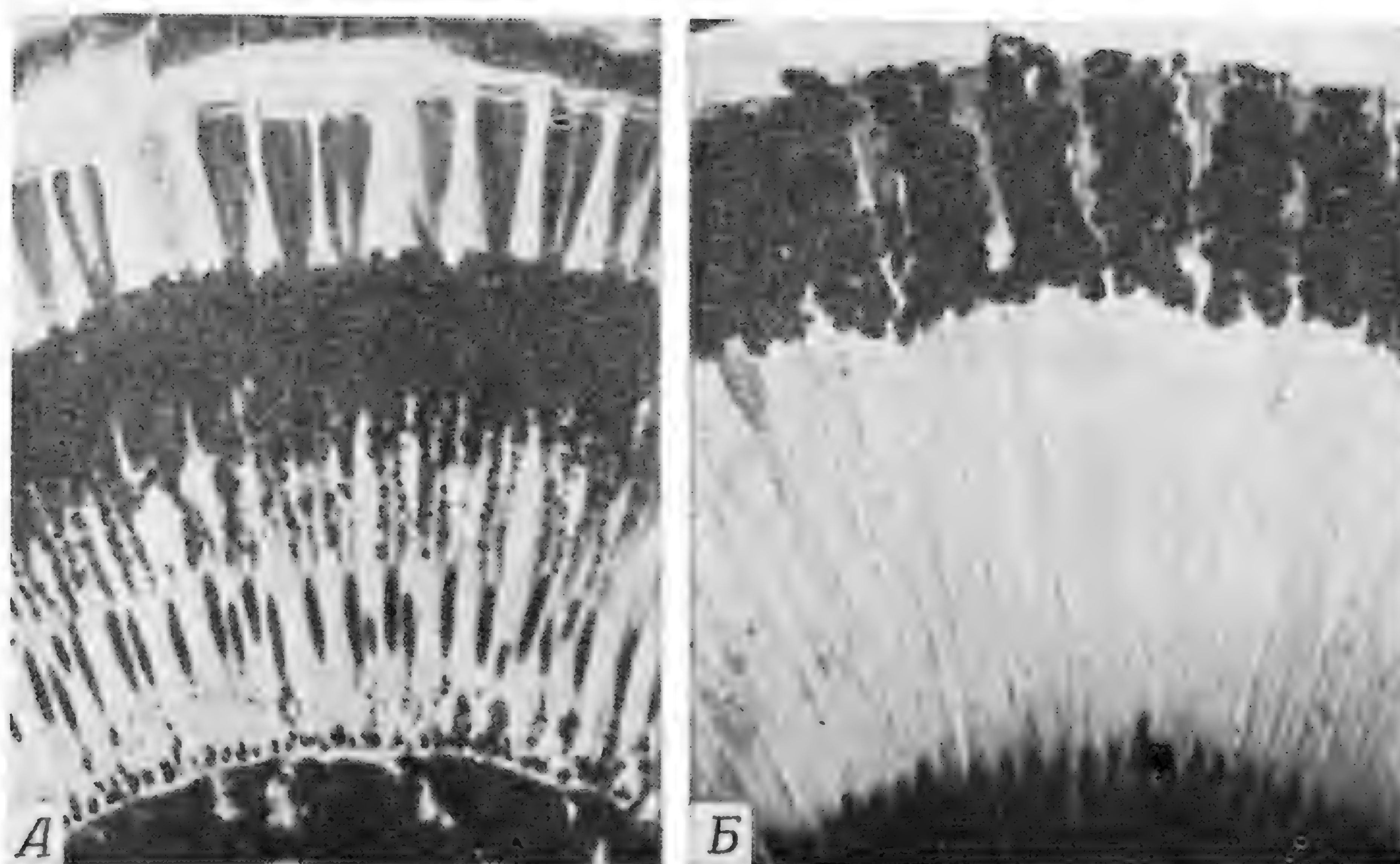


Рис. 465. Гистологические срезы двух сложных глаз яблонной плодоядной мушки.

Видны отдельные омматидии, каждый со своей роговицей и своим хрусталиком. А. Глаз, адаптированный к свету; клетки сетчатки окружены затеняющим их пигментом. Б. Глаз, адаптированный к темноте; пигмент переместился и расположен теперь вокруг хрусталиков, так что клетки сетчатки доступны действию света, падающего под некоторым углом.

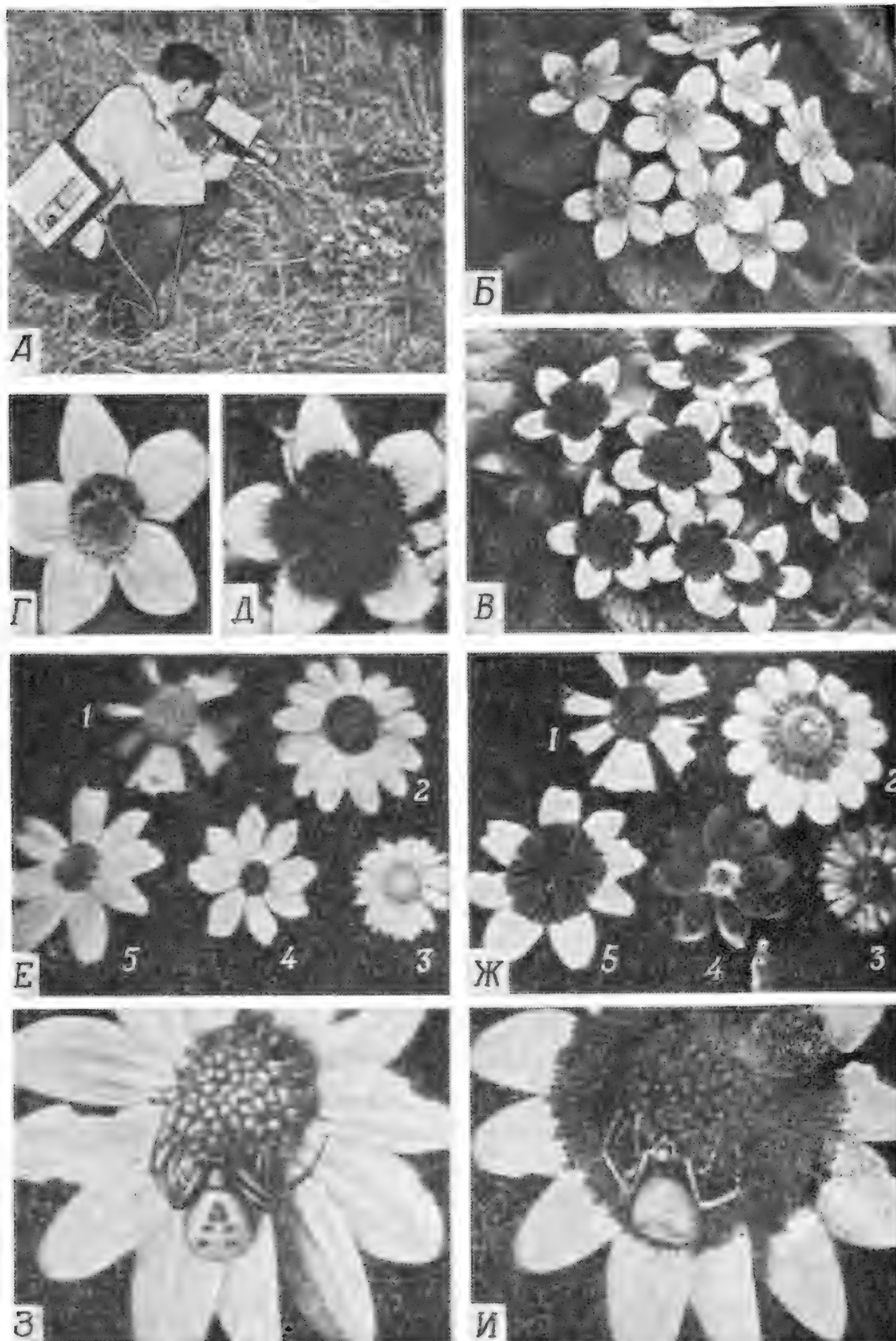


Рис. 466. Изображения различных цветков в видимых и ультрафиолетовых лучах.

А. Использование портативной телевизионной камеры, преобразующей ультрафиолетовые лучи в видимый свет, в полевых условиях. Б — Д. Цветки калужницы (*Caltha palustris*), которые кажутся нам сплошь желтыми (Б и Г), в ультрафиолетовых лучах имеют темную, сильно поглощающую центральную область (В и Д). Е и Ж. Некоторые представители сложноцветных с желтыми лепестками (из Флориды) в видимых (Е) и ультрафиолетовых (Ж) лучах: 1 — *Helenium tenuifolium*; 2 — *Rudbeckia* sp.; 3 — *Heterotheca subaxillaris*; 4 — *Coreopsis leavenworthii*; 5 — *Bidens mitis*. З и И. Желтый паук *Misumenoides formosipes* на желтом цветке *Uiguiera dentata* в видимых (З) и ультрафиолетовых (И) лучах. Г — И. Изображения, видимые на экране телевизора; прямое фотографирование в ультрафиолетовых лучах даст более четкие изображения (В), но это сравнительно трудоемкий процесс.

Сложный глаз плохо приспособлен для *восприятия формы*. Хотя светопреломляющая система каждого омматидия способна создавать на клетках сетчатки крошечные перевернутые изображения, они не имеют значения для функции глаза. Каждый омматидий, собирая свет от небольшого участка зрительного поля, фактически оценивает лишь среднюю яркость этого участка и передает информацию о нем как о некоторой точке поля сетчатки. Все эти точки, взятые вместе, образуют *мозаичную картину*. Чтобы получить представление о такой мозаике, достаточно рассмотреть в сильную лупу какую-нибудь фотографию в газете; мы увидим, что это мозаика из множества черных точек разной величины. Четкость изображения зависит здесь от того, сколько точек приходится на единицу площади: чем их больше, тем лучше изображение. Так же обстоит дело и с картиной, которую может создать сложный глаз.

Хотя сложный глаз формирует лишь грубые изображения, но зато он способен воспринимать высокие частоты *мелькания* (мигания) света. Мухи могут замечать мелькание с частотой примерно до 265 Гц, тогда как для человека предельная частота составляет 45—53 Гц. Так как более частые вспышки сливаются, человек воспринимает ряд отдельных изображений в кинофильме как непрерывное движение и не замечает колебаний яркости обычного электрического освещения, происходящих с частотой 60 Гц. Для насекомого в том и другом случае

световой поток будет распадаться на ясно различимые вспышки. Так как критическая частота слияния мельканий у насекомого столь высока, оно очень хорошо обнаруживает движение объектов, а для животных, имеющих сложные глаза, движение важнее, чем форма.

Сложные глаза обладают еще двумя преимуществами по сравнению с глазом человека. Они чувствительны ко всему участку спектра от красных до ультрафиолетовых лучей и способны определять *плоскость поляризации* света. Насекомое хорошо видит при ультрафиолетовом свете, и поэтому мир красок для него существенно отличается от нашего. Так как различные цветки в разной степени отражают ультрафиолетовые лучи, два цветка, которые кажутся нам одинаково белыми, для насекомого могут резко различаться между собой. Рассматривая окружающее при помощи приемной телевизионной камеры, чувствительной к ультрафиолетовым лучам, можно получить представление о том, насколько при этом изменяется видимая картина (рис. 466). Точно так же и небосвод, все участки которого кажутся нам одинаково голубыми, имеет для насекомого совершенно иной вид, так как плоскость поляризации света в разных частях неба различна и глаз насекомого способен улавливать эти различия. Пчелам и некоторым другим членистоногим эта особенность зрения помогает ориентироваться в окружающем мире.

ГЛАВА XXIII

ЭФФЕКТОРЫ

Каждый вид в процессе эволюции выработал системы для осуществления адекватных приспособительных реакций на те или иные изменения в окружающей среде. Такие системы необходимы для сохранения вида. К ним относятся: 1) системы рецепторов (органов чувств), позволяющие обнаруживать изменения в среде; 2) интегративные системы из нейронов и эндокринных желез, синтезирующие получаемую информацию и передающие команду для выполнения определенных реакций, и, наконец, 3) система *эффекторов* — органов, непосредственно осуществляющих эти реакции. У человека и других млекопитающих эффекторами служат главным образом мышцы и железы, но некоторые животные реагируют на определенные раздражители электрическими разрядами, изменением окраски тела, испусканием света или разрядкой стрекательных капсул.

Каждый организм получает информацию о внешней и внутренней среде при помощи рецепторов — глаз, ушей, носа, нервных окончаний в коже, мышцах и суставах и т. д. — и интегрирует эти сенсорные входные сигналы с помощью нервной и эндокринной систем. В результате тот или иной эффектор получает стимул, заставляющий его действовать в соответствии с характером полученной информации. Поступление пищи в желудок и двенадцатиперстную кишку приводит к секреции желудочных и панкреатических ферментов. Когда животное (млекопитающее) видит врага или хищника, его центральная нервная система подает сигнал, стимулирующий мозговое вещество надпочечников к выделению адреналина. Когда младенец сосет грудь, гипоталамус матери получает стимул для секреции окситоцина; этот гормон вызывает сокращение мышечно-эпителиальных клеток, окружающих альвеолы молочных желез, и молоко переходит из альвеол в протоки, ведущие к соскам. Когда кошка падает с высоты, определенные мышцы у нее сокращаются таким образом, что она всегда опускается на землю лапами. Каждый эффектор обеспечивает приспособительную реакцию на раздражение.

У большинства животных главными эффекторными системами служат скелетные мышцы, гладкая мускулатура и сердечная мышца. К эффекторам относятся также железы (пищеварительные, потовые, молочные железы, придаточные железы половой системы и т. д.), пигментные клетки, электрические органы и светящиеся органы.

310. ЭФФЕКТОРЫ РАСТЕНИЙ

Тропизмы — реакции, связанные с неравномерным ростом клеток под влиянием света или силы тяжести (разд. 287), — осуществляются очень медленно и не требуют участия специальных эффекторных клеток. Однако у некоторых растений возможны гораздо более быстрые движения, связанные с функцией специализированных клеток-эффекторов. Пожалуй, наиболее ярким примером может служить реакция «чувствительного растения» *Mimosa pudica* на прикосновение (рис. 15). Обычно листья у мимозы расположены в горизонтальной плоскости, но при легком прикосновении к одному из них все его листочки складываются в течение 2—3 с. Более резкое прикосновение вызывает складывание и поникание листочков не только у листа, получившего раздражение, но и у соседних листьев. Через несколько минут листья возвращаются в прежнее положение. Складывание листочков обусловлено внезапным снижением тургорного давления в специализированных клетках *листовой подушечки*, расположенной у основания черешка (рис. 467). Возбуждение передается по ситовидным трубкам флоэмы листьев и стеблей со скоростью около 5 см в секунду; оно сопровождается электрическими явлениями и повышением проницаемости возбужденных клеток. Молекулярный механизм этого процесса не ясен, но возможно, что при возбуждении натриевый насос выключается и поглощение клетками натрия, а следовательно, и воды уменьшается. Другое растение, способное к быстрым реакциям, это *венерина мухоловка*; когда на ее лист садится какое-нибудь насекомое, лист быстро складывается и насекомое оказывается в западне. Складывание

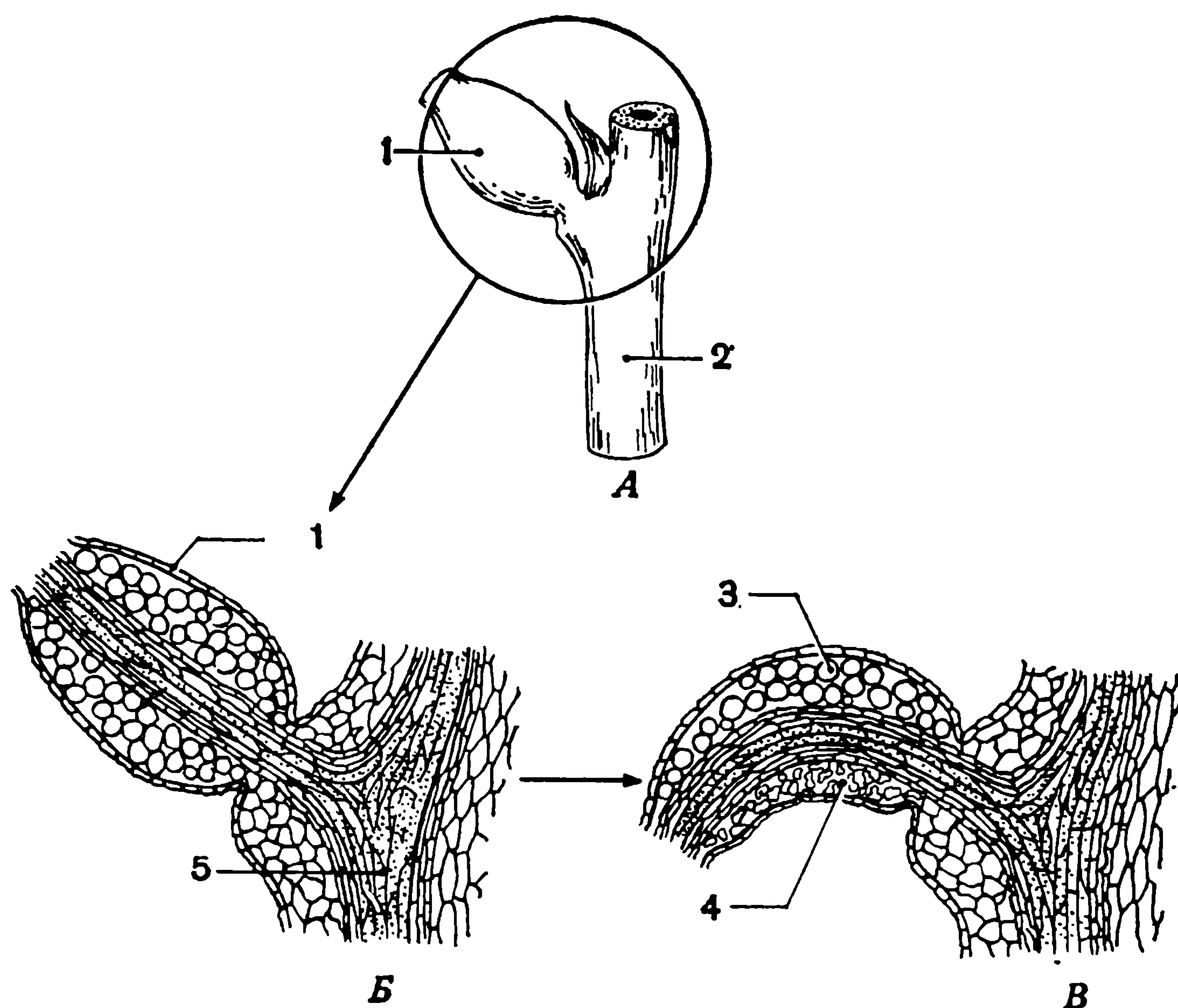


Рис. 467. Механизм реакции мимозы на прикосновение.

А. Основание черешка с подушечкой. Б. Разрез через листовую подушечку, на котором видно состояние клеток при горизонтальном положении листа. В. Разрез через подушечку, клетки которой потеряли тургор, что приводит к складыванию листочков. 1 — листовая подушечка; 2 — стебель; 3 — клетки, сохранившие тургор; 4 — клетки, потерявшие тургор; 5 — проводящие ткани.

листьев связано с изменениями тургорного давления в особых эффекторных клетках, расположенных по линии сгиба листа.

Цветки многих растений регулярно раскрываются или закрываются в определенное время суток или в ответ на внешние воздействия, что опять-таки обусловлено изменениями тургорного давления в специальных клетках лепестков.

Движение цитоплазмы в некоторых клетках растений, у простейших и у миксомицетов и биевые реснички и жгутики — это также виды движений, которые могут совершаться в ответ на специфические стимулы и не связаны с сокращением мышц. Однако изучение химической основы этих явлений показывает, что они во многих отношениях сходны с мышечным сокращением.

311. СЕКРЕТОРНЫЕ ПРОЦЕССЫ

У многих животных важную эффекторную систему составляют железы, выделяющие специфические вещества. Некоторые железы секретируют свои продукты непрерывно, тогда как другие действуют лишь периодически, в ответ на определенные стимулы. Довольно подробно изучена секреция адреналина мозговым веществом надпочечника и пищеварительных ферментов поджелудочной железой.

В клетках мозгового вещества надпочечника мелкие пузырьки, входящие в комплекс Гольджи, расположенный около ядерной оболочки,

наполняются плотным материалом, который, как выяснилось, представляет собой адреналин. Эти пузырьки, окруженные мембранами, перемещаются к поверхности клетки, постепенно увеличиваясь и уплотняясь (рис. 468). В цитоплазме может накапливаться множество таких пузырьков с адреналином. Клетки мозгового вещества иннервируются веточками чревного нерва, в окончаниях которых имеется множество синаптических пузырьков, содержащих *ацетилхолин*. При раздражении нерва ацетилхолин высвобождается из синаптических пузырьков и заставляет клетки мозгового вещества выделять адреналин; при этом пузырьки с адреналином прикрепляются к плазматической мембране, увеличиваются и изливают свое содержимое наружу — происходит нечто вроде «обратного пиноцитоза».

Ферментные белки, выделяемые ацинарными клетками поджелудочной железы, образуются на рибосомах эндоплазматической сети в виде неактивных предшественников, например трипсин — в виде *трипсиногена*. Эндоплазматическая сеть сосредоточена у основания клетки. Верхушка клетки, обращенная к просвету ацинуса, наполнена *зимогеновыми гранулами* (рис. 469 и 470). Эти гранулы удалось выделить и показать, что они содержат ферменты, секретиромые поджелудочной железой; таким образом, эти ферменты являются продуктами секреции клетки. Белки, синтезированные на рибосомах, попадают в полость эндоплазматической сети, в ее цистерны, и образуют интрацистер-

нальные гранулы; эти гранулы направляются к аппарату Гольджи и «упаковываются» здесь в виде зимогеновых гранул, которые затем переходят в вершущку клетки. Содержимое зимогеновых гранул изливается в просвет железы в результате слияния мембраны, окружающей гранулу, с плазматической мембраной. Механизм стимуляции последнего процесса пока неизвестен.

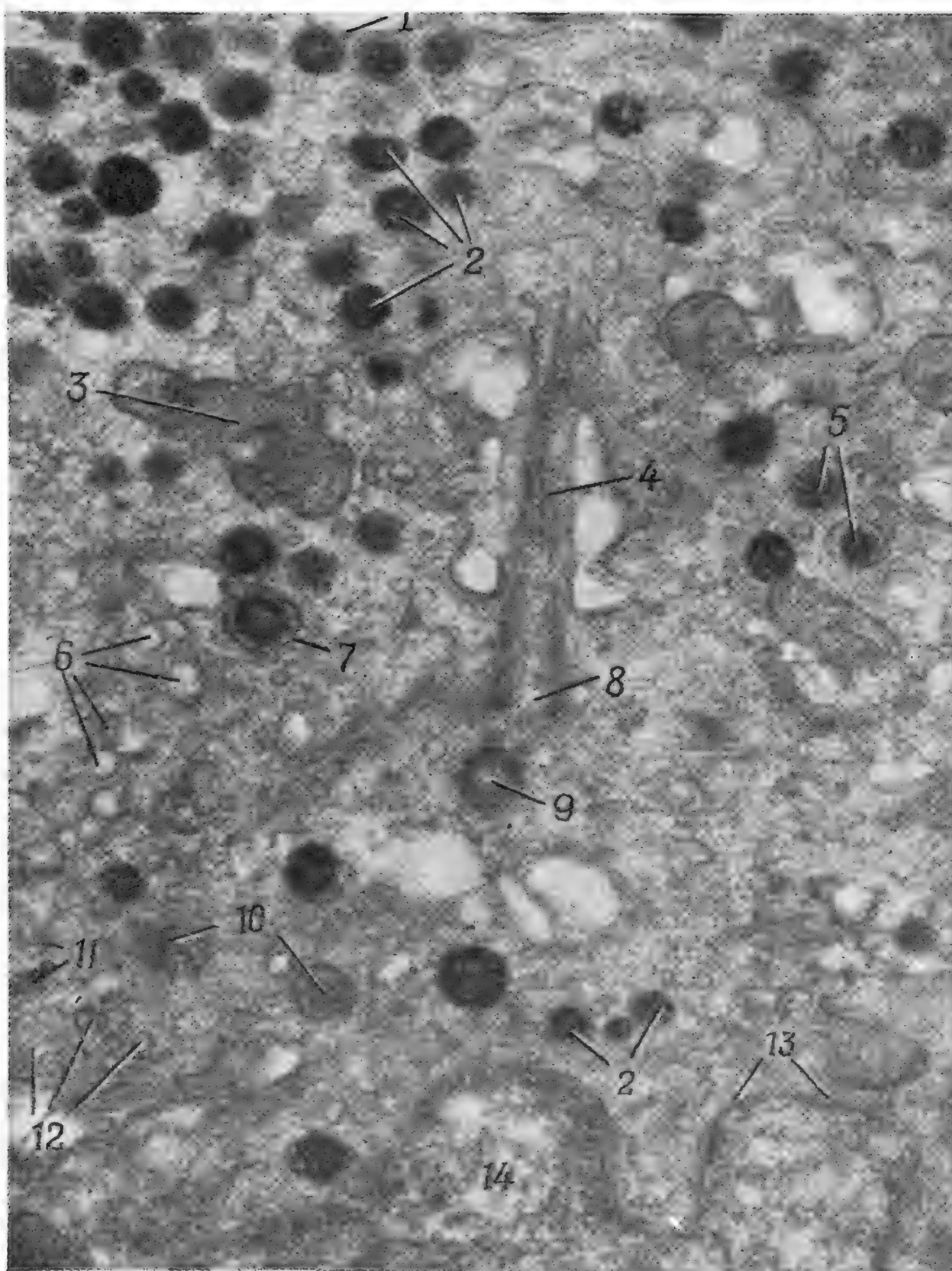
312. СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

У всех многоклеточных животных главными эффекторами, позволяющими реагировать на раздражители различными движениями, служат мышцы — органы, состоящие из специали-

зированных сократимых клеток. Типичная скелетная мышца позвоночного представляет собой продолговатую массу ткани, состоящую из миллионов отдельных *мышечных волокон*, связанных между собой соединительнотканными волокнами. Все это образование заключено в прочную гладкую соединительнотканную оболочку и поэтому может двигаться относительно соседних мышц и других структур с минимумом трения. У позвоночных два конца мышцы обычно прикреплены к двум разным костям, так что мышца, сокращаясь, притягивает одну из костей к другой. Сустав между костями действует как шарнирное соединение в системе рычагов. Некоторые мышцы идут от кости к коже или даже от одного участка кожи к другому;

Рис. 468. Электронная микрофотография одной из клеток мозгового вещества надпочечника, синтезирующих и выделяющих адреналин ($\times 51\,500$).

Адреналин образует капельки (2), которые увеличиваются (5, 7, 10, 11) и скапливаются в периферической области цитоплазмы, около клеточной мембраны (1). Цитоплазма содержит комплекс Гольджи (6, 12), две центриоли (8, 9), от одной из которых отходит ресничка (4), и митохондрии (3). Внизу видно ядро (14) с ядерной оболочкой, образующей складки (13).



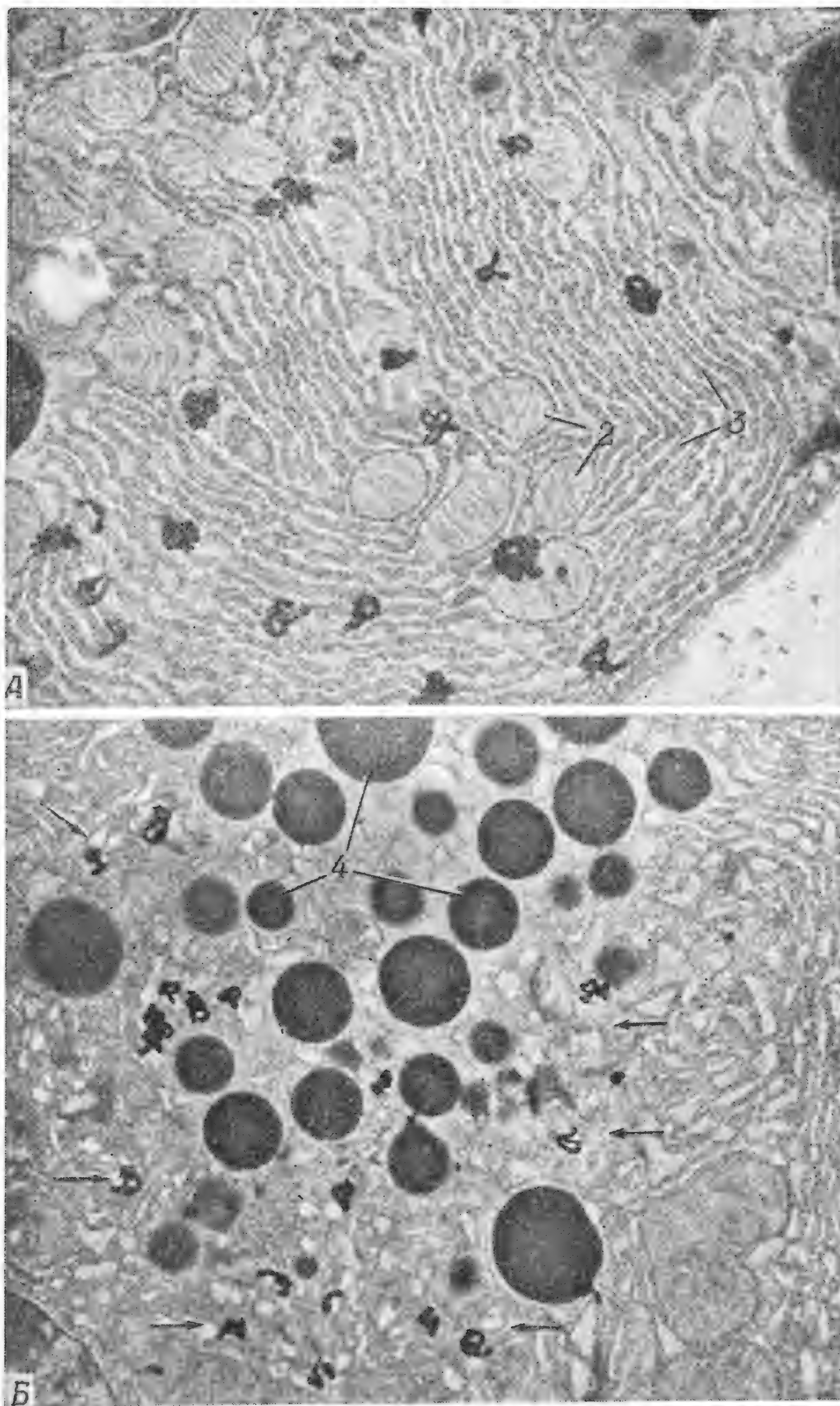


Рис. 469. Электронные микрофотографии ацинарных клеток из поджелудочной железы морской свинки, иллюстрирующие последовательность событий, связанных с секрецией ферментов ($\times 17\,000$).

А. Спустя 3 мин после введения метки (^3H -лейцина). Зерна видны почти исключительно в гранулярной эндоплазматической сети (3). Б. Спустя 7 мин после введения метки. Зерна находятся в области комплекса Гольджи (указан стрелками). 1 — ядро; 2 — митохондрии; 3 — эндоплазматическая сеть; 4 — зимогеновые гранулы.

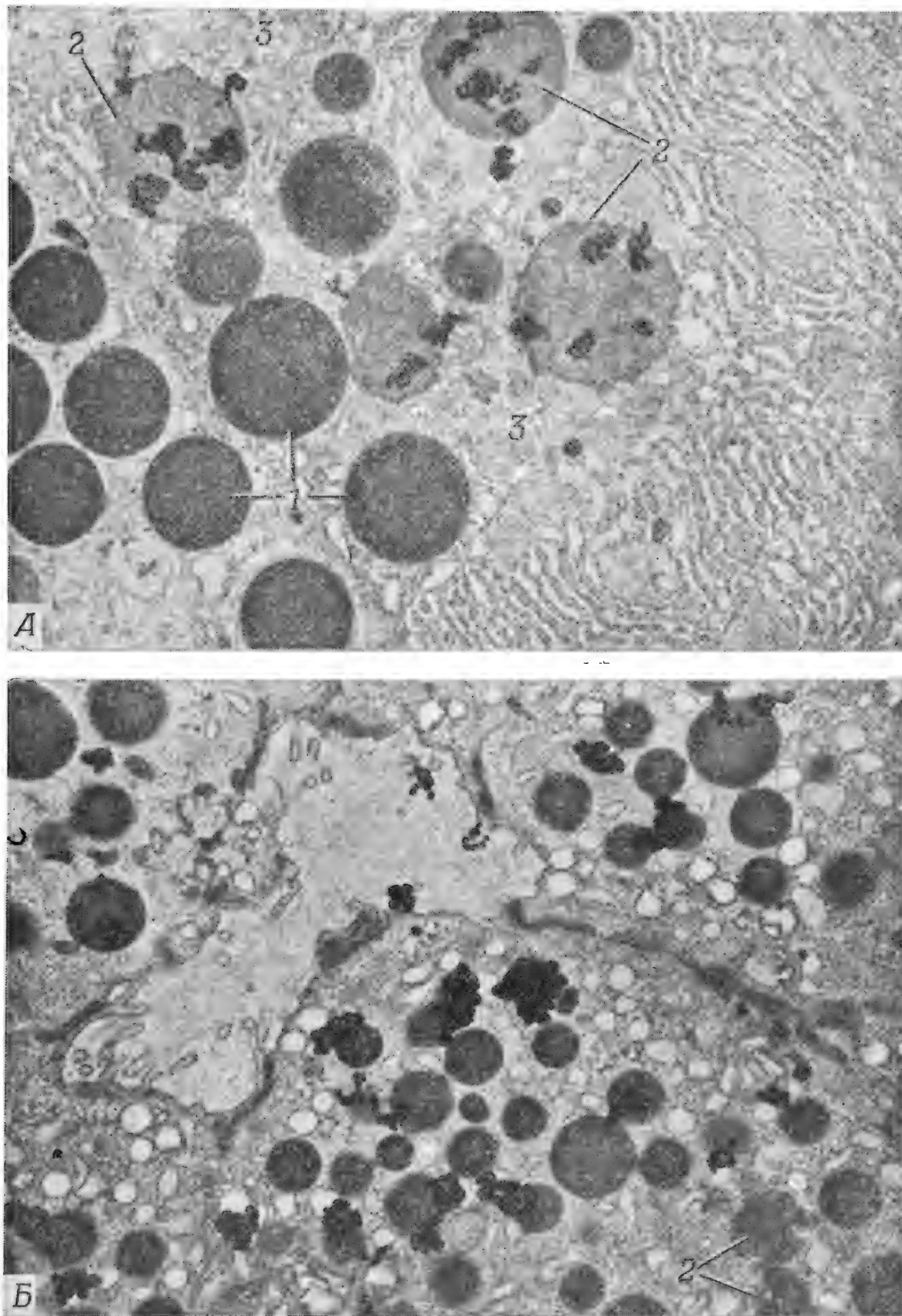


Рис. 470. То же, что и на рис. 469.

А. Спустя 37 мин после введения метки; зерна сосредоточены в уплотняющихся вакуолях (2) комплекса Гольджи (3); зимогеновые гранулы (1) не содержат метки. Б. Спустя 117 мин после введения метки. Зерна сконцентрированы главным образом над зимогеновыми гранулами, а уплотняющиеся вакуоли (2) метки не содержат.

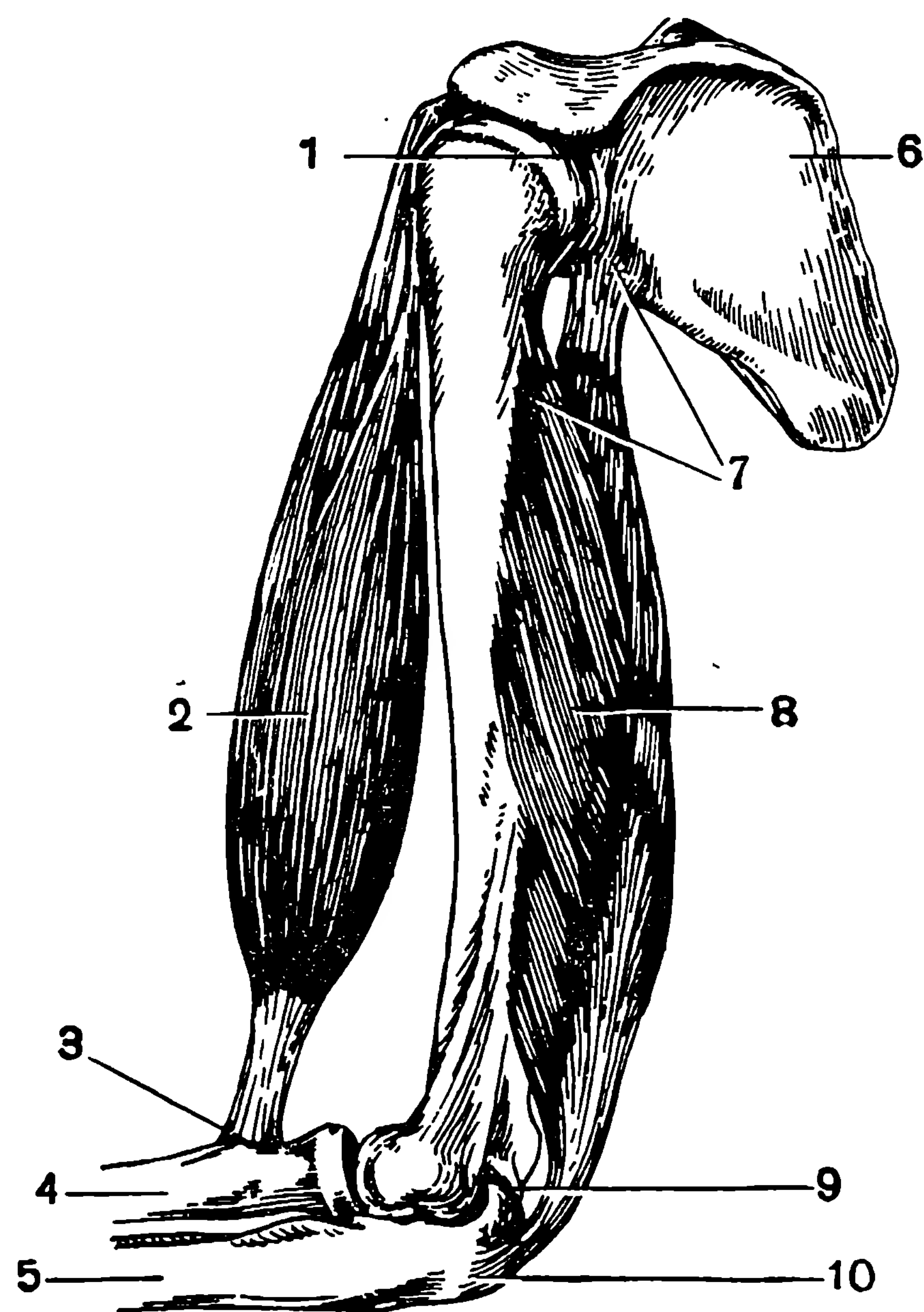


Рис. 471. Мышцы и кости плеча.

Показаны брюшко и места прикрепления двух мышц-антагонистов — двуглавой (бицепса) и трехглавой мышц плеча, производящих соответственно сгибание и разгибание руки в локте. 1 — сустав шарового типа; 2 — брюшко бицепса (сгибателя); 3 — место прикрепления бицепса; 4 — лучевая кость; 5 — локтевая кость; 6 — лопатка; 7 — место проксимального прикрепления трехглавой мышцы плеча (разгибателя); 8 — брюшко трехглавой мышцы; 9 — сустав шарнирного типа; 10 — место дистального прикрепления трехглавой мышцы.

таковы, например, мышцы лица, используемые при мимике. Тот конец мышцы, который при ее сокращении остается относительно неподвижным, называется *началом* мышцы, а тот, который перемещается, — *прикреплением*; утолщенная часть между обоими концами называется *брюшком* (рис. 471). Начало *бицепса* находится у плеча, а прикрепление — на лучевой кости предплечья; при сокращении бицепса плечо остается неподвижным, а рука сгибается в локте.

Обычно мышцы сокращаются не поодиночке, а группами. Человек не может, например, произвести сокращение одного лишь бицепса — он может согнуть руку в локте, что связано с сокращением не только бицепса, но и ряда других мышц. Далее, мышцы могут только тянуть, но не толкать; поэтому они обычно образуют пары антагонистов: одна тянет кость в одну сторону, другая — в противоположную. Так, бицепс, сгибающий руку, является *сгибателем*, а противодействующая ему *трехглавая мышца плеча* выпрямляет (разгибает) руку в локте, т. е. является *разгибателем*. Подобные же пары противоположно действующих сгибателей и разгибателей имеются у запястного,

коленного, голеностопного и других суставов. Когда сгибатель сокращается, соответствующий разгибатель должен расслабиться, чтобы позволить кости двигаться, а для этого необходима координация нервных импульсов, идущих к обеим группам мышц. Антагонистами являются также *приводящие* и *отводящие* мышцы, перемещающие части тела по направлению к его центральной оси или от нее; *пронаторы* и *супинаторы*, поворачивающие, например, кисть ладонью вверх или вниз; *сфинктеры* и *дилататоры*, суживающие или расширяющие то или иное отверстие.

У позвоночных имеется внутренний скелет, или *эндоскелет* — костный или хрящевой каркас, лежащий внутри тела и окруженный мышцами. Членистоногие обладают наружным скелетом (*экзоскелетом*) — хитиновым панцирем, в который заключено все тело, в том числе и мышцы. Преимущества наружного скелета как защитного образования очевидны, но зато он затрудняет рост организма. Основные различия в механической «конструкции» суставов у позвоночных и членистоногих показаны на рис. 472. У позвоночных мышцы расположены вокруг костей; один конец каждой мышцы прикреплен к одной кости, а другой конец — к другой, так что мышца, сокращаясь, изменяет относительное расположение этих двух костей. У членистоногих мышцы находятся внутри скелетных образований и прикреплены к их внутренней поверхности. Части наружного скелета образуют в определенных местах *суставы* (сочленения); кутикула в этих местах тонкая и может сгибаться. Мышца иногда проходит через сустав, и тогда, сокращаясь, она приводит к движению одной части скелета относительно другой; иногда же она целиком расположена в одном отделе тела или его придатка и присоединена одним концом к *аподеме* — длинной, тонкой и прочной пластинке, прикрепленной к экзоскелету соседнего отдела.

У гидры, планарий и дождевого червя (а также у других кишечнополостных, плоских червей и кольчатых червей) движения тела основаны на том же принципе мышц-антагонистов, хотя у этих животных и нет твердого наружного или внутреннего скелета, к которому могли бы прикрепляться концы мышц. Однако несжимаемое жидкое содержимое полости тела играет у них роль *гидростатического скелета*. У таких животных обычно имеется система кольцевых мышц, при сокращении которых тело становится тоньше и длиннее, и система продольных мышц — антагонистов по отношению к первым; при их сокращении тело становится короче и толще (рис. 473). У некоторых мор-

Рис. 472. Сравнение наружного скелета и сустава членистоногого (А) с внутренним скелетом и суставом позвоночного (Б).

Обратите внимание на расположение мышц и элементов скелета в суставах этих двух типов. 1 — шарнирный сустав; 2 — мышцы; 3 — аподема; 4 — наружный скелет; 5 — внутренний скелет.

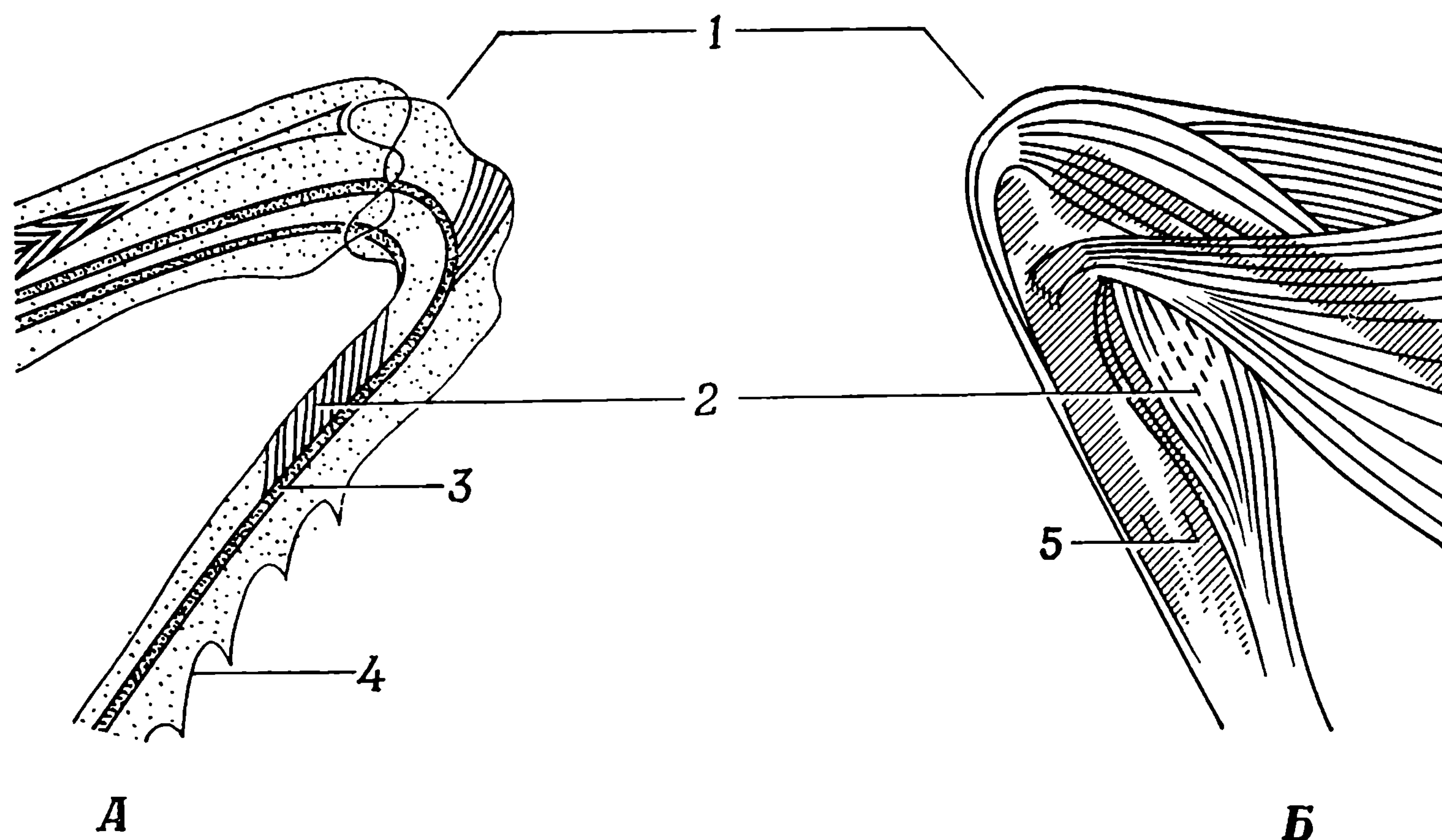
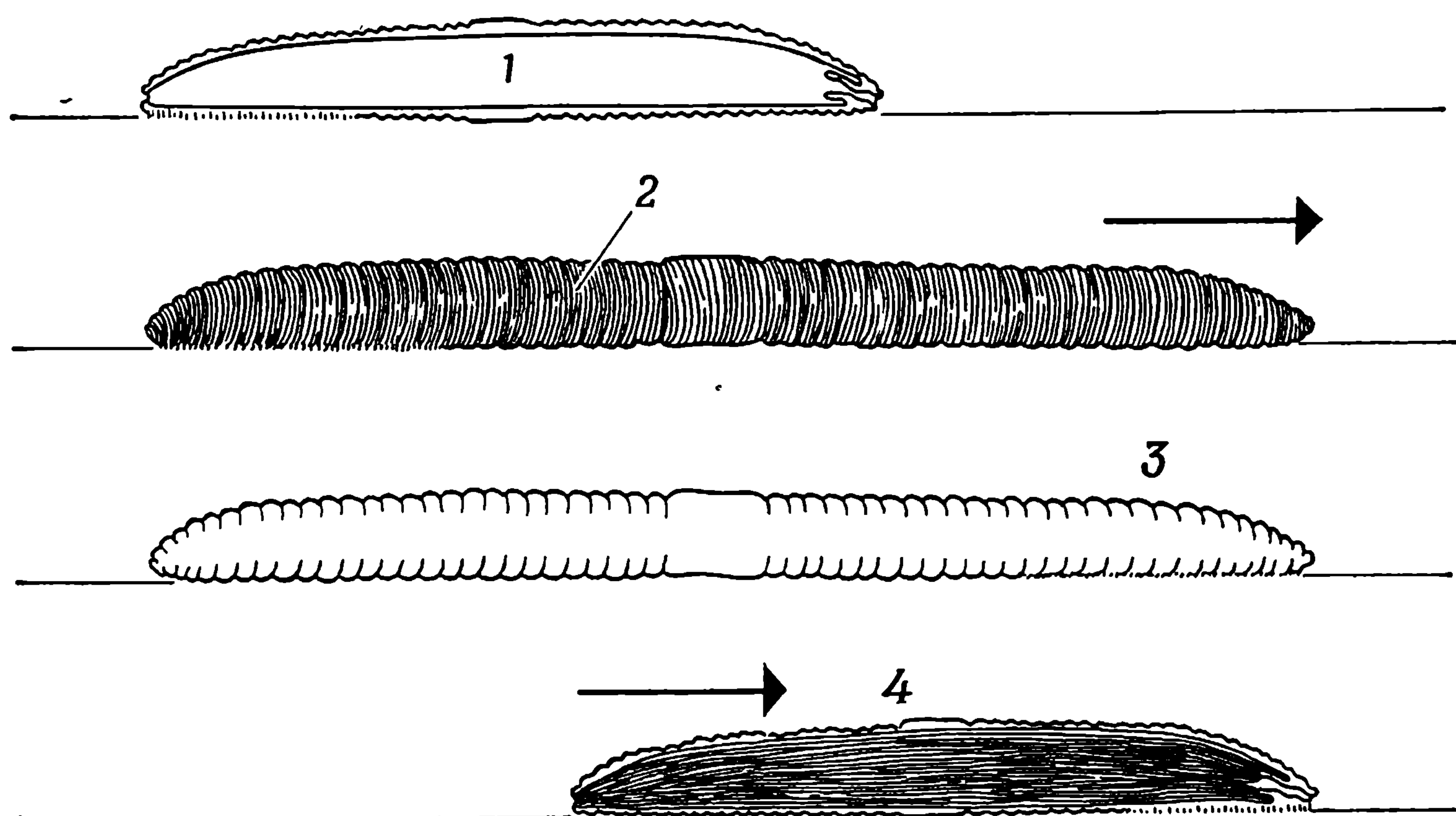


Рис. 473. Схема «гидростатического скелета» дождевого червя.

Жидкость, наполняющая тело (1), позволяет животному продвигаться вперед путем поочередного сокращения кольцевых мышц (2), закрепления переднего конца тела (3) и сокращения продольных мышц (4).



ских червей есть еще система диагональных мышечных волокон, позволяющая им совершать более сложные движения всего тела и веслообразных *параподий*, отходящих по бокам от стенки тела. Многие морские черви живут в трубках, и движения параподий служат им не только для перемещения тела, но и для поддержания в трубке тока воды, приносящего кислород и пищу.

Даже если мышца не находится в состоянии сокращения, как при совершении какого-либо движения, она расслаблена не полностью. У человека в состоянии покоя (если он в сознании) все мышцы слегка сокращены; это явление называется *тонусом*. Тело поддерживается в определенном положении благодаря частичному сокращению мышц спины и шеи, а также сгибателей и разгибателей нижних конечностей. Когда человек стоит, сгибатели и разгибатели бедра одновременно должны быть сокращены таким образом, чтобы туловище не могло покачнуться ни вперед, ни назад. В то же время сокращение

сгибателей и разгибателей голени удерживает ногу от сгибания в колене, чтобы она могла служить опорой туловищу. Когда к определенной позе добавляется движение (например, при ходьбе), необходима сложная координация процессов сокращения и расслабления мышц обеих ног. Не удивительно, что обучение ходьбе — процесс очень медленный и длительный.

Некоторые из крупных мышц обладают очень большой силой. Рассмотрим работу *икроножной* мышцы, которая начинается у колена, а на другом конце переходит в ахиллово сухожилие, прикрепленное к пяточной кости. Поскольку расстояние от пальцев до голеностопного сустава по крайней мере в 6 раз больше расстояния от этого сустава до пятки, можно сказать, что икроножная мышца действует на рычаг с шестикратным проигрышем в силе. Например, когда человек весом 70 кг стоит на одной ноге и поднимается на пальцы, одна из его икроножных мышц развивает силу в 420 кг, а когда такое движение совершает артист балета, держа на

руках свою партнершу, его икроножная мышца развивает силу почти в 1000 кг.

Нормальная нервная координация препятствует максимальному сокращению мышц, но при некоторых заболеваниях, при которых нервный контроль нарушен, сокращение мышц может быть настолько сильным, что приводит к разрыву сухожилий и переломам костей.

313. ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЕЧНОЙ АКТИВНОСТИ

Функциональный элемент мышцы позвоночного, называемый *двигательной единицей*, состоит из одного моторного нейрона и группы мышечных клеток, иннервируемых его аксоном; все эти клетки сокращаются, когда по аксону к *двигательным концевым пластинкам* приходит нервный импульс. По приближенной оценке, у человека имеется около 250 млн. мышечных клеток, тогда как число мотонейронов в спинном мозгу составляет всего лишь около 420 000. Очевидно, некоторые мотонейроны должны иннервировать большое число мышечных волокон. Возможности тонкого управления мышцей находятся в обратном отношении к числу мышечных волокон в двигательной единице. Например, в мышцах глазного яблока на одну двигательную единицу приходится всего лишь 3—6 волокон, тогда как в мышцах ноги число их достигает 650 на одну единицу.

Если выделить одну двигательную единицу и раздражать ее короткими электрическими импульсами возрастающей силы, начиная с такого слабого импульса, который еще не может вызвать реакцию, то реакции не произойдет до тех пор, пока сила раздражения не достигнет определенного уровня, после чего сразу возникает максимальное сокращение. Это явление называют эффектом типа «все или ничего». В отличие от этого вся мышца, состоящая из большого числа двигательных единиц, может реагировать с любой промежуточной силой в зависимости от того, сколько двигательных единиц будет в данное время сокращаться. Хотя мышца в целом не может сократиться максимально, сокращение отдельной двигательной единицы может быть *только* максимальным, если оно вообще произойдет. Сила сокращения мышцы, в которую входят тысячи двигательных единиц, зависит от того, сколько единиц сокращается и как они действуют — одновременно или поочередно.

Мышца сохраняет способность сокращаться и после того, как она выделена из организма. Для экспериментальных целей обычно используют *икроножную* мышцу лягушки; если поддерживать эту мышцу во влажном состоянии,

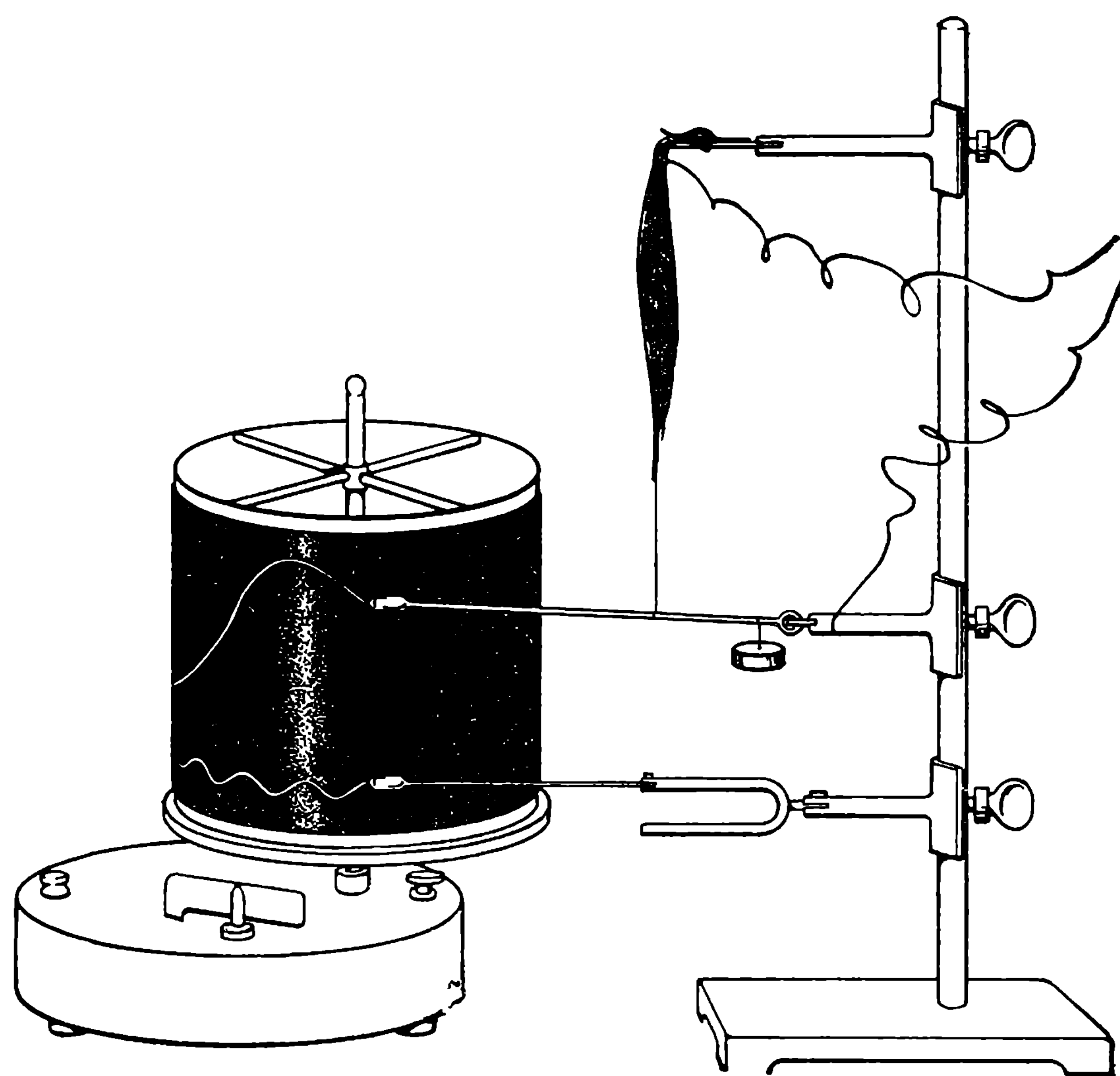


Рис. 474. Прибор для изучения сокращения изолированной мышцы.

Рычажок, прикрепленный к одному из концов мышцы, записывает сокращение на вращающемся барабане кимографа. Отметку времени дает колеблющийся камертон с прикрепленным к нему рычажком, который чертит волнообразную линию.

она может сокращаться в течение многих часов. Для того чтобы регистрировать сокращения, один конец мышцы (ее начало) закрепляют неподвижно, а другой конец (с сухожилием) соединяют с подвижным рычажком, имеющим заостренный кончик (рис. 474). Этот кончик соприкасается с цилиндром, который покрыт закопченной бумагой и вращается мотором, так что при каждом сокращении мышцы рычажок приподнимается и регистрирует силу и продолжительность сокращения. Можно применять дополнительные записывающие приспособления для отметки соответствующей шкалы времени и регистрации момента раздражения.

Одиночное сокращение. Когда мышца получает единичный стимул (например, единичный электрический импульс), она отвечает быстрым одиночным сокращением, продолжительность которого для мышцы лягушки составляет примерно 0,1 с, а для мышцы человека — примерно 0,05 с. Запись одиночного сокращения (рис. 475) показывает, что в нем можно различить три отдельные фазы: 1) *латентный период* продолжительностью около 0,005 с — промежуток времени между воздействием стимула и началом видимого укорочения мышцы; 2) *период сокращения* продолжительностью около 0,04 с, в течение которого мышца укорачивается и производит работу; 3) *период расслабления* — са-

мый продолжительный из трех (0,05 с), во время которого мышца возвращается к своей первоначальной длине.

Скелетным мышечным волокнам, так же как и нервным волокнам, свойствен *период рефрактерности* — очень короткий период, следующий непосредственно за раздражением; в этот период мышцы неспособны отвечать на второе раздражение. Период рефрактерности у скелетной мышцы настолько мал (около 0,002 с), что она уже может реагировать на второе раздражение, еще продолжая сокращаться под действием первого. Наложение второго сокращения на первое приводит к более сильному укорочению мышечного волокна — явлению, называемому *суммацией*.

Первичный эффект раздражения мышцы состоит в возникновении и распространении *потенциала действия* (рис. 475), за которым сле-

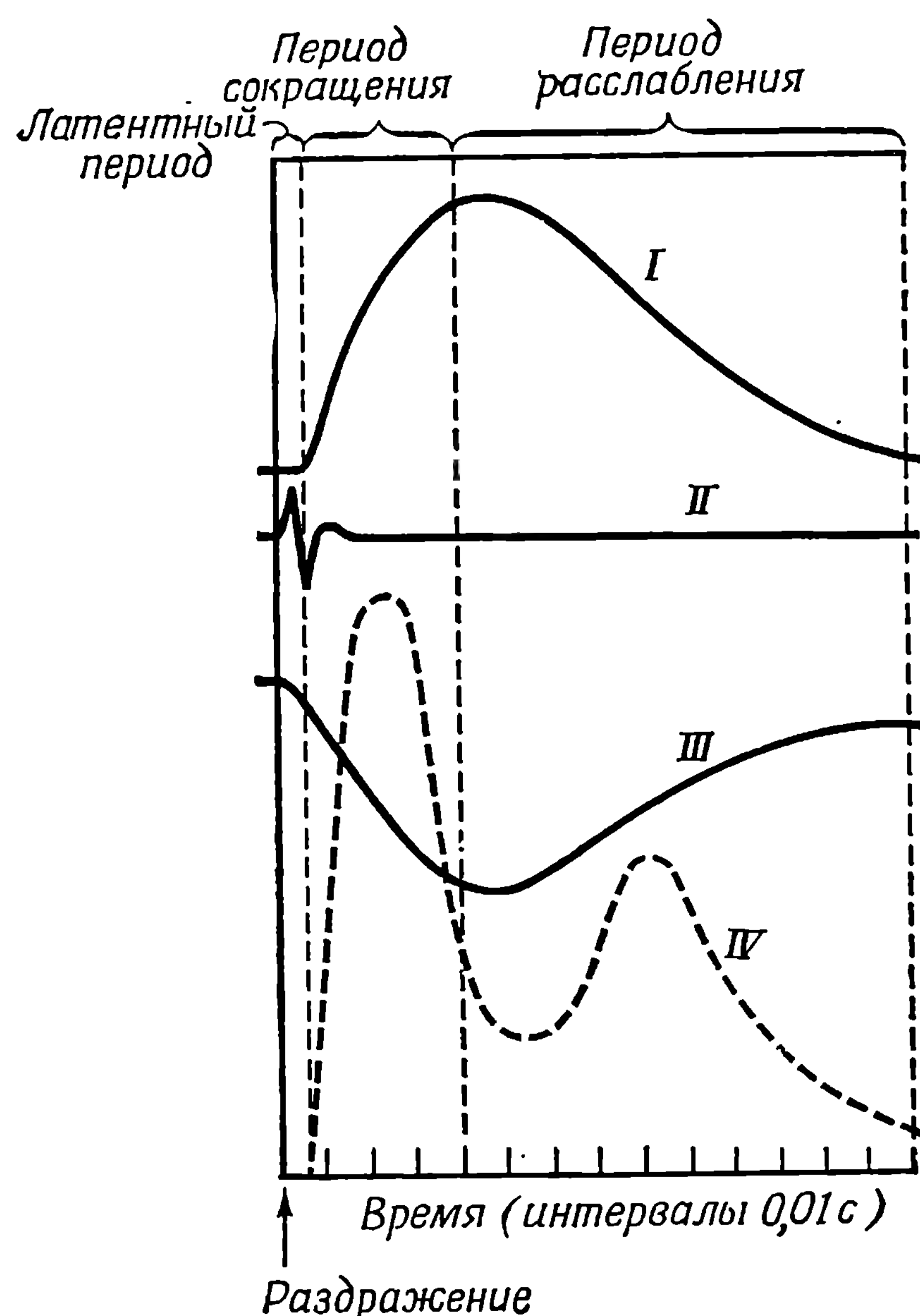


Рис. 475. Схема изменений, происходящих в мышце во время одиночного сокращения.

Обратите внимание на временные соотношения между потенциалом действия, укорочением мышцы и выделением тепла.
I — длина мышцы; II — потенциал действия; III — двойное лучепреломление; IV — выделение тепла.

дует изменение в структуре сократимых белков — *актина* и *миозина*, выявляемое по изменению двойного лучепреломления мышцы. После сокращения мышца потребляет больше кислорода и выделяет больше углекислоты, чем во время покоя; это так называемый *период восстановления*, в течение которого мышца возвращается в исходное состояние. Период восстановления продолжается несколько се-

кунд, и если мышцу повторно раздражать таким образом, чтобы последующие сокращения происходили раньше, чем мышца вернется в нормальное состояние после предшествующих, то мышца утомляется, сокращения становятся слабее и наконец прекращаются. Если утомленной мышце дать некоторое время отдохнуть, она вновь становится способной к сокращению.

Тетанус. Нормальное сокращение мышцы представляет собой не ряд одиночных сокращений, а длительное состояние сокращения, вызываемое «залпом» отдельных нервных импульсов, приходящих к мышце в быстрой последовательности. Такого рода длительное сокращение называется *тетанусом*¹; во время тетануса нервные импульсы поступают с такой частотой (несколько сот в секунду), что расслабление между последовательными одиночными сокращениями произойти не успевает. В большинстве случаев при тетаническом сокращении отдельные мышечные волокна получают импульс не одновременно, а поочередно; хотя отдельные волокна то сокращаются, то расслабляются, мышца в целом остается частично сокращенной. Каждый знает, что любая мышца тела может сократиться в различной степени. Эта градация сокращений регулируется нервной системой: при одновременном возбуждении лишь небольшой доли мышечных волокон получается слабое сокращение, а при одновременном возбуждении большого их числа — более сильное сокращение.

Тонус. Тонусом называется состояние длительного частичного сокращения, в котором находятся все нормальные скелетные мышцы, пока не повреждены идущие к ним нервы. Сердечная мышца и гладкие мышцы сохраняют тонус даже после перерезки их нервов. В нормальных условиях в каждую мышцу поступает непрерывный ряд нервных импульсов, которые вызывают постоянное слабое сокращение, или тонус. После перерезки нерва, идущего к скелетной мышце, тонус тотчас же исчезает. Тонус — это слабо выраженный поддерживаемый все время тетанус, в котором в каждый момент участвует лишь небольшая часть мышечных волокон. Полагают, что отдельные волокна сокращаются поочередно, действуя как бы посменно, так что каждое волокно имеет возможность полностью восстановить свое исходное состояние,

¹ Тетанус не следует смешивать с *тетанией*, т. е. мышечными спазмами, наступающими при недостатке гормона паращитовидных желез, и с *болезнью тетанусом* (латинское название столбняка), характеризующейся патологическим сокращением мышц и вызываемой столбнячными бактериями.

прежде чем оно снова должно будет сократиться. Мышца, находящаяся в состоянии некоторого напряжения, может реагировать на стимул быстрее и сокращаться сильнее, чем полностью расслабленная мышца.

314. БИОХИМИЯ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

Паровая машина может превращать в полезную работу только около 10% тепловой энергии, полученной от сжигания топлива; остальное тепло рассеивается. Мышцы же способны использовать для сокращения от 20 до 40% химической энергии молекул питательных веществ, например глюкозы. Остальная энергия переходит в тепло, но не теряется полностью, а частично используется для поддержания температуры тела. Если человек не производит сокращений мышц, то образующегося в организме тепла недостаточно для того, чтобы согреть тело в условиях холода. Тогда мышцы начинают сокращаться непроизвольно (человек «дрожит»), и образующееся при этом тепло восстанавливает и поддерживает нормальную температуру тела.

Физиологи и биохимики уже много лет пытаются выяснить, каким образом протоплазма может развивать тянущее усилие, но сущность химических и физических процессов, происходящих при мышечном сокращении, все еще остается в области скорее догадок, чем установленных фактов. Мышца на 80% состоит из воды, сухой же остаток содержит главным образом белок, а также небольшие количества жира и гликогена и два фосфорсодержащих соединения: *фосфокреатин* и *аденозинтрифосфат* (АТФ). Предполагают, что действительно сократимой частью мышечного волокна является белковая цепь, которая укорачивается в результате изгибания, сопровождаемого сближением звеньев, или удаления воды из «внутренних пространств» белковой молекулы. В этом участвуют два белка: *миозин* и *актин*, которые по отдельности не способны сокращаться. Но если их смешать в пробирке и добавить калий и АТФ, то система становится способной к сокращению.

Первый шаг на пути к выяснению биохимического механизма мышечного сокращения и основных этапов этого процесса может состоять в том, чтобы путем анализов определить, какие вещества при этом расходуются. Количество гликогена, кислорода, фосфокреатина и АТФ во время сокращения уменьшается, а количество углекислоты, молочной кислоты и неорганического фосфата возрастает. Поскольку расходуется кислород и образуется углекислота,

можно предполагать, что сокращение связано с каким-то окислительным процессом. Но это окисление не является необходимым: мышца может многократно сокращаться, даже если совершенно лишить ее кислорода, например выделить ее из организма и поместить в атмосферу азота. Однако такая мышца утомляется быстрее, чем мышца, сокращающаяся в атмосфере кислорода. Кроме того, дыхание учащается не только во время мышечного напряжения, но и в течение некоторого времени *после прекращения* физической работы. Это указывает на то, что окисление связано, по-видимому, не с самим мышечным сокращением, а с процессом восстановления после сокращения.

Расходование гликогена и образование молочной кислоты связаны между собой, так как в отсутствие кислорода количество образующейся молочной кислоты эквивалентно количеству исчезающего гликогена. Поскольку расщепление гликогена до молочной кислоты не требует присутствия кислорода и сопровождается быстрым освобождением энергии, одно время думали, что эта реакция непосредственно обуславливает мышечное сокращение. При наличии кислорода мышца окисляет около 20% молочной кислоты до углекислоты и воды, а энергию, освобождающуюся при этом окислении, использует для превращения остальных 80% молочной кислоты в гликоген. Таким образом, становится понятным, почему молочная кислота не накапливается в мышце при достаточном количестве кислорода и почему мышца утомляется быстрее (утомление связано с истощением запасов гликогена и накоплением молочной кислоты), сокращаясь в отсутствие кислорода.

Примерно в 1930 году было установлено, что мышца, отравленная иодацетатом (тормозящим химические реакции, с которыми связано расщепление гликогена до молочной кислоты), все-таки способна сокращаться, хотя может сократиться всего 60—70 раз, тогда как мышца, лишенная кислорода, сокращается 200 раз и более. Но то обстоятельство, что она вообще может сокращаться при отсутствии гликолиза, показывает, что не гликолиз служит главным источником энергии для сокращения.

Другое химическое изменение, которое можно обнаружить во время мышечного сокращения, — это отщепление неорганического фосфата от фосфокреатина и АТФ, сопровождающееся выделением энергии. Теперь полагают, что оно и служит непосредственным источником энергии для сокращения. Обменные реакции, посредством которых глюкоза и другие вещества используются для образования богатых

энергией фосфатов (например, АТФ), описаны в гл. V. В мышце резервуаром макроэргических фосфатных связей служит фосфокреатин, но его макроэргическая фосфатная группа может быть использована для сокращения только после того, как она будет перенесена на АДФ с образованием АТФ. После сокращения

1. Аденозинтрифосфат $\rightleftharpoons$ Неорганический фосфат + Аденозиндифосфат + Энергия (используемая для сокращения как такового).
2. Фосфокреатин + АДФ $\rightleftharpoons$ Креатин + АТФ.
3. Гликоген $\rightleftharpoons$ Промежуточные продукты $\rightleftharpoons$ Молочная кислота + Энергия (используемая в ресинтезе органических фосфатов).
4. Часть молочной кислоты + $O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O$ + Энергия (используемая в ресинтезе гликогена из остальной молочной кислоты и в ресинтезе АТФ и фосфокреатина).

Миозин служит не только сократительным белком, но и ферментом: он может катализировать расщепление АТФ до АДФ и неорганического фосфата. Перенос макроэргической фосфатной группы с АТФ на креатин с образованием АДФ и фосфокреатина (реакция 2) катализируется ферментом *креатинкиназой*.

По приближенной оценке энергии одних органических фосфатов было бы достаточно, чтобы поддерживать максимальное мышечное сокращение в течение лишь нескольких секунд. За счет содержащихся в мышцах АТФ и фосфокреатина человек может совершить пробег на дистанцию около 50 м. При использовании всех источников энергии, доступных в отсутствие кислорода, максимальные сокращения мышц могут продолжаться в течение 30—60 с.

Кислородная задолженность. То обстоятельство,

что сокращение мышцы и последующее частичное восстановление происходят без участия кислорода, имеет чрезвычайно важное значение. Мышцам часто приходится производить за короткое время очень большую работу, и, хотя при физическом напряжении ритм дыхания и сердечных сокращений учащается, они не могут обеспечить мышцы достаточным количеством кислорода для выполнения этой работы. При очень большом напряжении, например при беге на 100 м, гликоген расщепляется до молочной кислоты быстрее, чем может окисляться молочная кислота, так что происходит накопление последней. В таких случаях говорят, что мышца имеет *кислородную задолженность*, которая впоследствии компенсируется, когда мы быстро вдыхаем повышенное количество кислорода, достаточное для окис-

ство, что сокращение мышцы и последующее частичное восстановление происходят без участия кислорода, имеет чрезвычайно важное значение. Мышцам часто приходится производить за короткое время очень большую работу, и, хотя при физическом напряжении ритм дыхания и сердечных сокращений учащается, они не могут обеспечить мышцы достаточным количеством кислорода для выполнения этой работы. При очень большом напряжении, например при беге на 100 м, гликоген расщепляется до молочной кислоты быстрее, чем может окисляться молочная кислота, так что происходит накопление последней. В таких случаях говорят, что мышца имеет *кислородную задолженность*, которая впоследствии компенсируется, когда мы быстро вдыхаем повышенное количество кислорода, достаточное для окис-

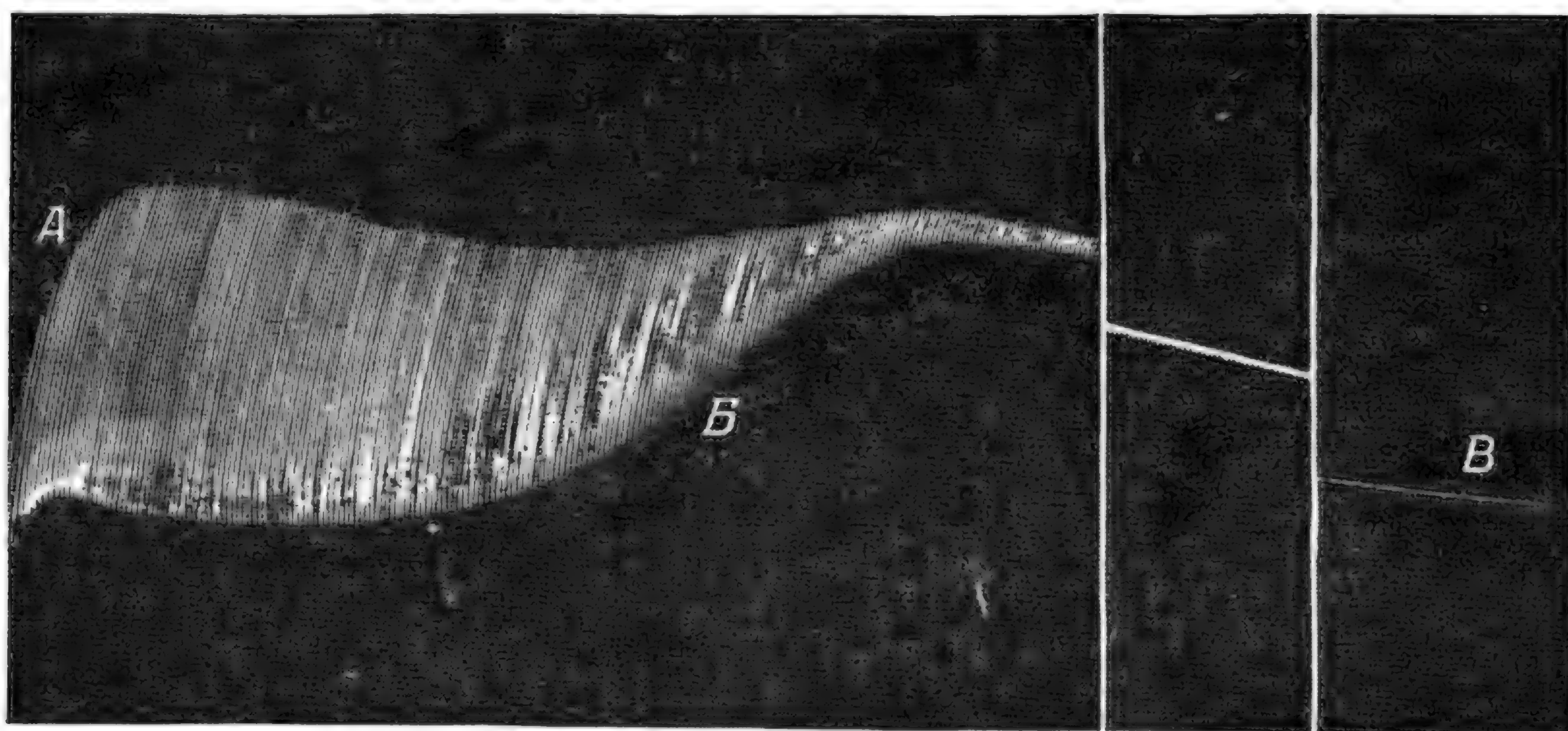


Рис. 476. Кинограмма мышечного утомления.
А. Лестница Боудича. Б. Контрактура. В. Полное утомление.

ления части молочной кислоты и получения таким путем энергии для ресинтеза гликогена из остальной молочной кислоты. Иными словами, при коротких периодах усиленной мышечной активности мышцы используют источники энергии, не требующие затраты кислорода. По окончании мышечной работы мышцы и другие ткани покрывают кислородную задолженность, используя добавочные количества кислорода для восстановления нормальных запасов макроэргических соединений и гликогена. При беге на длинную дистанцию бегун может достигнуть равновесия и продолжать бег «на втором дыхании», при котором благодаря усиленной работе легких и сердца ткани получают достаточно кислорода, чтобы окислять вновь образующуюся молочную кислоту, и кислородная задолженность не возрастает.

Утомление. Если мышца вследствие многократного сокращения, истощения запасов органических фосфатов и гликогена и накопления молочной кислоты не способна больше сокращаться, то говорят, что мышца *утомлена*. Основная причина утомления — накопление молочной кислоты; животные начинают ощущать усталость еще до полного истощения запасов органических веществ в мышце.

Место, наиболее подверженное утомлению, можно установить экспериментально, если отпрепарировать мышцу вместе с ее нервом и повторно раздражать нерв электрическими импульсами до тех пор, пока мышца не перестанет сокращаться (рис. 476). Если затем непосредственно раздражать мышцу, поместив на нее электроды, то можно снова получить энергичную реакцию. При помощи прибора, позволяющего обнаружить прохождение нервных импульсов, можно показать, что идущий к мышце нерв не утомлен: он все еще способен проводить импульсы. Следовательно, утомлению подвержено место *соединения* нерва с мышцей, где нервные импульсы возбуждают мышцу, заставляя ее сокращаться.

315. БИОФИЗИКА МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

Электронные микрофотографии показывают, что мышечные фибриллы (*миофибриллы*) состоят из продольных нитей, называемых *миофиламентами*. Существует два типа таких нитей: *толстые* (толщиной 10 нм, длиной 1,5 мкм) и *тонкие* (толщиной 5 нм, длиной 2 мкм) (рис. 477). Путем избирательного экстрагирования белков и методами гистохимического и иммунохимического окрашивания удалось показать, что толстые нити состоят из *миозина*, а тонкие — из *актина*. Толстые и тонкие нити

расположены таким образом, что на поперечном разрезе каждая толстая нить окружена шестью тонкими, причем каждая такая группа в свою очередь служит центром группы из шести толстых нитей.

Видимая в обычный микроскоп структура из темных и светлых полос (рис. 39) образована чередованием плотных дисков А и менее плотных дисков I (рис. 478). Каждая структурная единица состоит из одного диска А и примыкающих к нему с обеих сторон дисков I и отделена от соседней единицы тонкой, плотной и жесткой белковой пластинкой Z, проходящей посередине диска I. Средняя часть диска А несколько светлее и называется областью Н. Как показывают электронные микрофотографии, толстые нити имеются только в диске А, а диск I содержит только тонкие нити. Это жесткие палочки, отходящие от пластинки Z с обеих сторон. Последние, однако, заходят до некоторой степени в диск А — в промежутки между толстыми нитями. Таким образом, на обоих концах диска А имеются как толстые, так и тонкие нити, а средняя часть (область Н) содержит только толстые нити. Тонкие нити кажутся гладкими, а на толстых видны мельчайшие выступы, расположенные с интервалами 6—7 нм по всей их длине и доходящие до соседней тонкой нити. Эти выступы имеют вид мостиков, соединяющих оба комплекса нитей. Химический анализ показывает, что миозин сосредоточен в дисках А, а актин — в дисках I. Таким образом, толстые нити состоят из миозина, а тонкие — из актина.

Во время мышечного сокращения длина диска А остается постоянной, но диск I укорачивается, а область Н в диске А также уменьшается. Хаксли и другие авторы высказали предположение, что толстые и тонкие нити при сокращении не изменяют своей длины, а *скользят* друг по другу; при этом тонкие нити актина глубже внедряются в диск А, так что область Н сокращается и диск I суживается, по мере того как концы толстых нитей миозина приближаются к пластинке Z.

Физико-химический механизм этого скольжения еще не ясен; возможно, что мостики между нитями разрываются, а затем образуются вновь, несколько сместившись по длине нити. Для образования новых мостиков — поперечных соединений между толстыми и тонкими нитями — возможно, используется энергия макроэргических фосфатных связей ($\sim\Phi$). Если мы вслед за Хаксли предположим, что для образования одного нового мостика необходима энергия одной связи $\sim\Phi$, то, исходя из частоты сокращений и из общего числа мости-

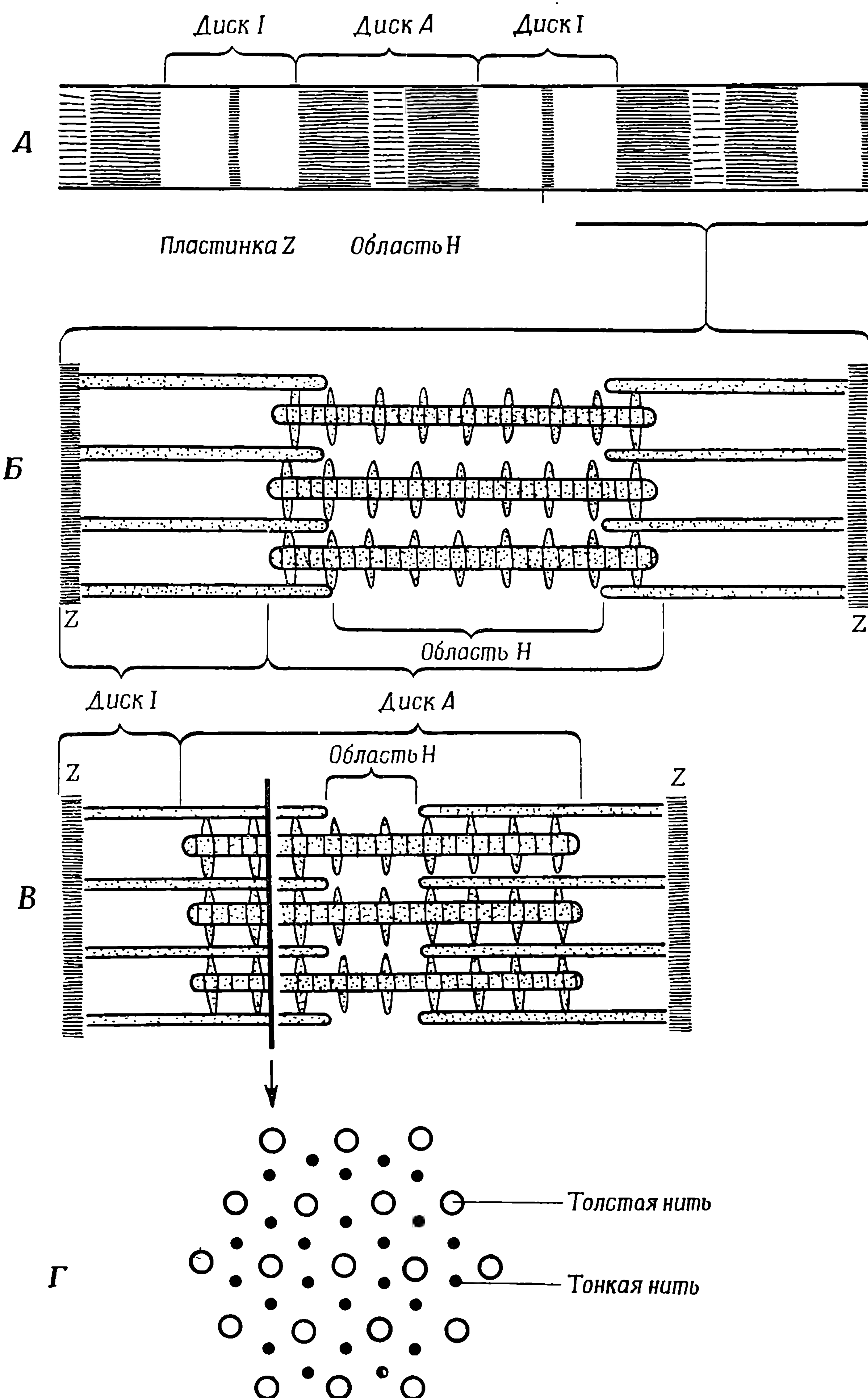


Рис. 477. Механизм мышечного сокращения согласно гипотезе скользящих нитей.

А. Схема расположения светлых (диск I) и темных диск А) полос в миофибрилле. Б. Взаимное расположение толстых и тонких нитей в миофибрилле при расслабленном состоянии мышцы. Б'. Положение толстых и тонких нитей после сокращения миофибриллы; видно, что диск I стал тоньше; обратите внимание, что во время сокращения нити двух типов как бы скользят относительно друг друга. Г. Поперечный разрез участка, указанного на Б стрелкой; видно, что каждая толстая нить окружена шестью более тонкими нитями.

ков в одном мышечном волокне, мы можем вычислить количество АТФ, которое должно расходоваться одним волокном за 1 с; оказывается, что эта величина по своему порядку соответствует действительному расходу АТФ, установленному экспериментально.

Мышца сокращается под действием нервных импульсов, которые приходят по двигательным нервным волокнам к специализированным окончаниям — *двигательным концевым пластинкам* — и вызывают здесь освобождение

ацетилхолина. По-видимому, ацетилхолин деполяризует мембрану мышечного волокна, возбуждая таким образом потенциал действия; это приводит к изменениям в концентрации ионов (концентрация кальция возрастает) и к гидролизу АТФ, катализируемому миозином. Освобождающаяся энергия должна каким-то образом использоваться для передвижения тонких нитей относительно толстых — быть может, путем многократного образования новых поперечных мостиков со сдвигом на один ин-

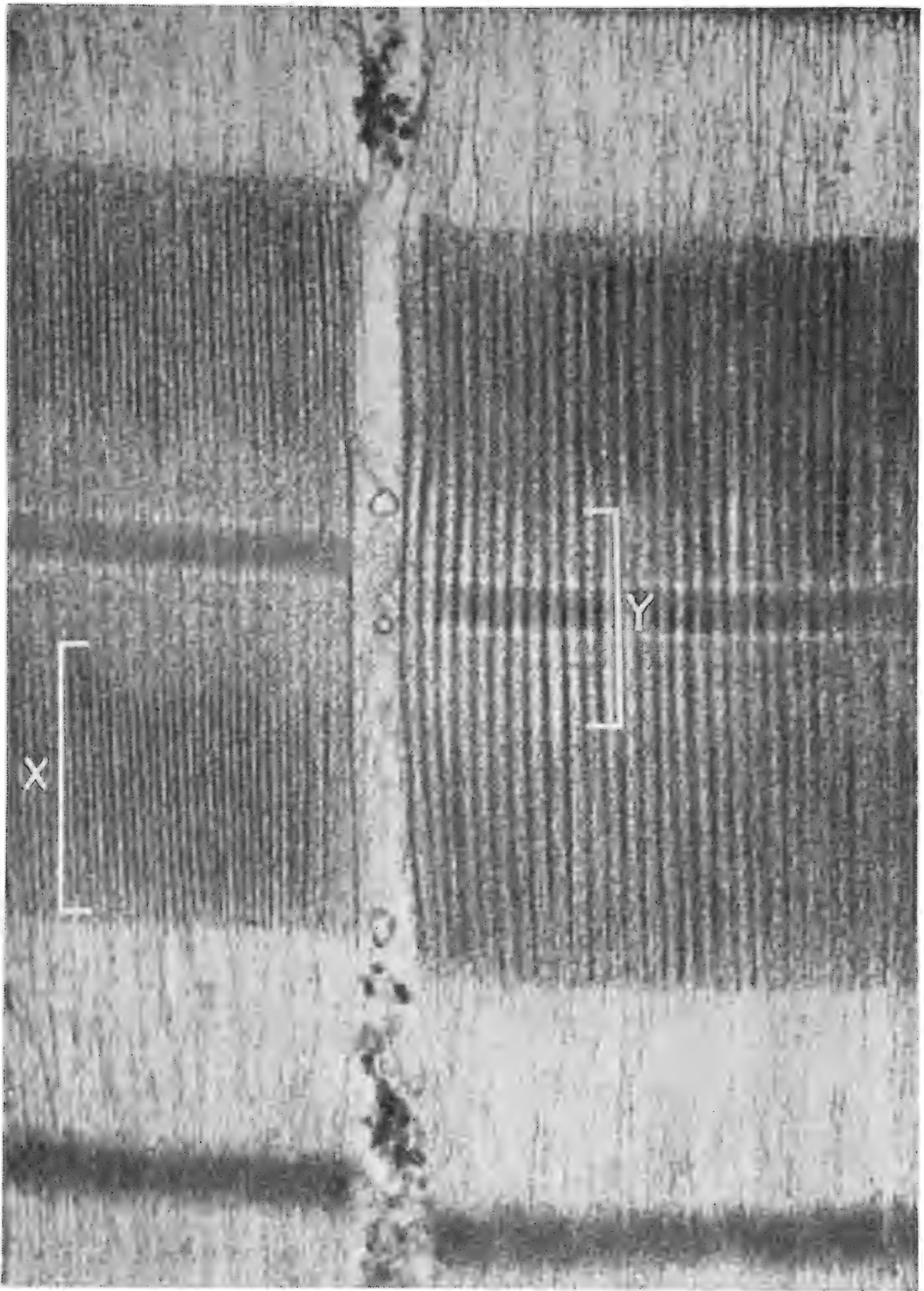


Рис. 478. Электронная микрофотография одной структурной единицы (саркомера) миофибриллы, заключенной между двумя плотными пластинками Z (вверху и внизу); папиллярная мышца кошки ($\times 78\,000$).

Лежащий посредине диск A средней плотности состоит из миозиновых нитей толщиной 10 нм. Менее плотные полосы — диски I, расположенные выше и ниже диска A, — состоят из более тонких (6 нм) нитей актина, отходящих от пластинки Z. Актиновые нити проникают в диск A, входя в промежутки между миозиновыми нитями. В области, помеченной буквой X, две системы нитей входят друг в друга. Область, помеченная буквой Y, в середине диска A содержит только миозиновые нити.

тервал между мостиками. Многие детали этой последовательности событий еще предстоит выяснить.

Когда мышца сокращается, она становится короче и толще, но общий объем ее остается прежним. Это было показано экспериментально: отпрепарированную мышцу помещали в стеклянный сосуд с узким горлышком и наполняли сосуд водой, а затем к мышце прикладывали электрическое раздражение, заставляя ее сокращаться и расслабляться; никакого изменения уровня воды в горлышке сосуда при этом не отмечалось.

316. СЕРДЕЧНАЯ МЫШЦА И ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

Мышцы сердца и внутренних органов в общем сходны со скелетными мышцами, но у них имеется ряд отличительных особенностей. Они сокращаются гораздо медленнее скелетных мышц: если скелетные мышечные волокна сокращаются и расслабляются за 0,1 с, то сердечной мышце для этого требуется от 1 до 5 с, а гладкой мышце — от 3 до 180 с; при этом продолжительность всех фаз сокращения больше.

У гладкой мышцы очень велик диапазон различий в тоне: она может быть почти расслабленной или сильно сократившейся. Кроме того, она, по-видимому, может поддерживать состояние тонического укорочения без затраты энергии — быть может, благодаря реорганизации белковых цепей, из которых состоят ее волокна.

Каждый удар сердца представляет собой одиночное сокращение. Сердечная мышца имеет длительный *период рефрактерности* (период, следующий за раздражением, во время которого она не может отвечать ни на какое другое раздражение). Поэтому сердечная мышца неспособна к тетанусу, так как одно одиночное сокращение не может следовать за другим достаточно быстро, чтобы поддерживать ее в состоянии сокращения.

Механизм сокращения сердечной и гладких мышц в основе своей, вероятно, очень сходен с механизмом скользящих нитей, действующим в скелетных мышцах. Как сердечная, так и гладкие мышцы содержат актин и миозин, и сокращение их связано с процессами гидролиза АТФ и взаимодействия актина с миозином, начинающимися под влиянием ионов кальция.

Уникальной особенностью сердечной мышцы является ее внутренний ритм: она сокращается с частотой примерно 72 раза в минуту, даже если ее денервировать и извлечь из организма. Мембрана волокна сердечной мышцы разряжается всякий раз, как только ее потенциал,

постепенно восстанавливаясь, достигает определенного уровня. После каждого импульса мембрана вновь поляризуется, но затем внезапно становится проницаемой, и в результате возникает новый распространяющийся потенциал действия.

317. МЫШЦЫ НИЗШИХ ЖИВОТНЫХ

Мышцы всех животных, от плоских червей до человека, сходны в том отношении, что все они состоят из длинных цилиндрических или веретеновидных волокон, содержащих сократимые белковые нити. Даже у кишечнополостных, лишенных настоящих мышечных волокон, имеются клетки, способные сокращаться. У большинства беспозвоночных есть только гладкая мускулатура, тогда как у членистоногих все мышцы поперечнополосатые.

В отличие от позвоночных, у которых один нейрон иннервирует сравнительно небольшое число мышечных волокон, образующих двигательную единицу, у членистоногих один аксон может иннервировать *все* волокна одной мышцы, а иногда посылает ветви и к волокнам другой мышцы. Кроме того, большинство мышц иннервируется всего лишь несколькими аксонами, иногда только двумя, но каждый аксон действует на мышцу особым образом. В системе с тремя аксонами один аксон вызывает сильное короткое сокращение, другой — слабое, но длительное сокращение, а третий тор-

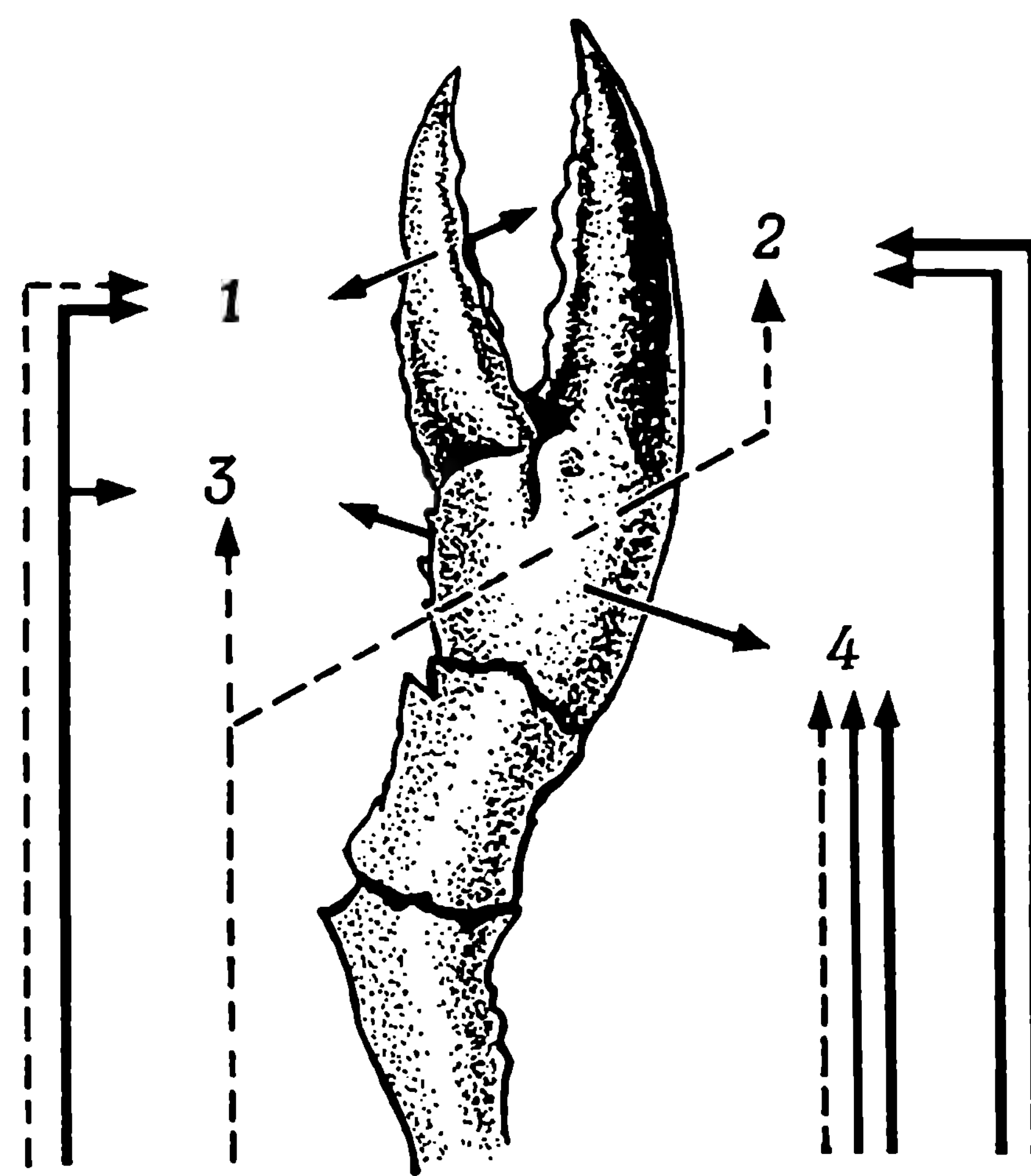


Рис. 479. Иннервация четырех дистальных мышц клешни речного рака.

1 — мышца, раскрывающая клешню; 2 — мышца, смыкающая клешню; 3 — разгибатель; 4 — сгибатель. Каждая вертикальная линия соответствует одиночному аксону, иннервирующему все волокна указанных мышц. Пунктирными линиями представлены тормозные аксоны, жирными сплошными линиями — аксоны, вызывающие сильное сокращение, а тонкими сплошными линиями — аксоны, вызывающие слабое длительное сокращение. Стрелки у клешни указывают направление движения.

мозит действие двух первых (рис. 479). Варьируя частоту раздражения таких аксонов, можно в значительных пределах изменять силу и длительность мышечного сокращения. Эта сравнительно простая схема соединений между нервами и мышцами обеспечивает необычайно тонкое управление работой мышц.

Летательные мышцы насекомых не прикреплены к крыльям; крылья сочленяются со стенкой груди таким образом, что незначительные изменения формы груди заставляют их подниматься и опускаться. Летательные мышцы находятся внутри груди, которая напоминает коробку со слишком узкой крышкой (рис. 251). Основание каждого крыла соединено подвиж-

ным сочленением с верхним краем боковой стенки этой коробки. При сокращении вертикальных мышц груди ее верхняя стенка (крышка коробки), называемая *спинкой* или *тергитом*, опускается, и крылья поднимаются вверх. При сокращении продольных мышц спинка выгибается вверх, а крылья опускаются. Толстые летательные мышцы, сокращаясь, почти не изменяют своей длины. Обе системы мышц, действующие как антагонисты, сокращаются поочередно. Помимо этих есть и другие мышцы, которые изменяют плоскость движения крыльев и позволяют насекомому при полете делать повороты, неподвижно висеть в воздухе и даже пятиться назад.

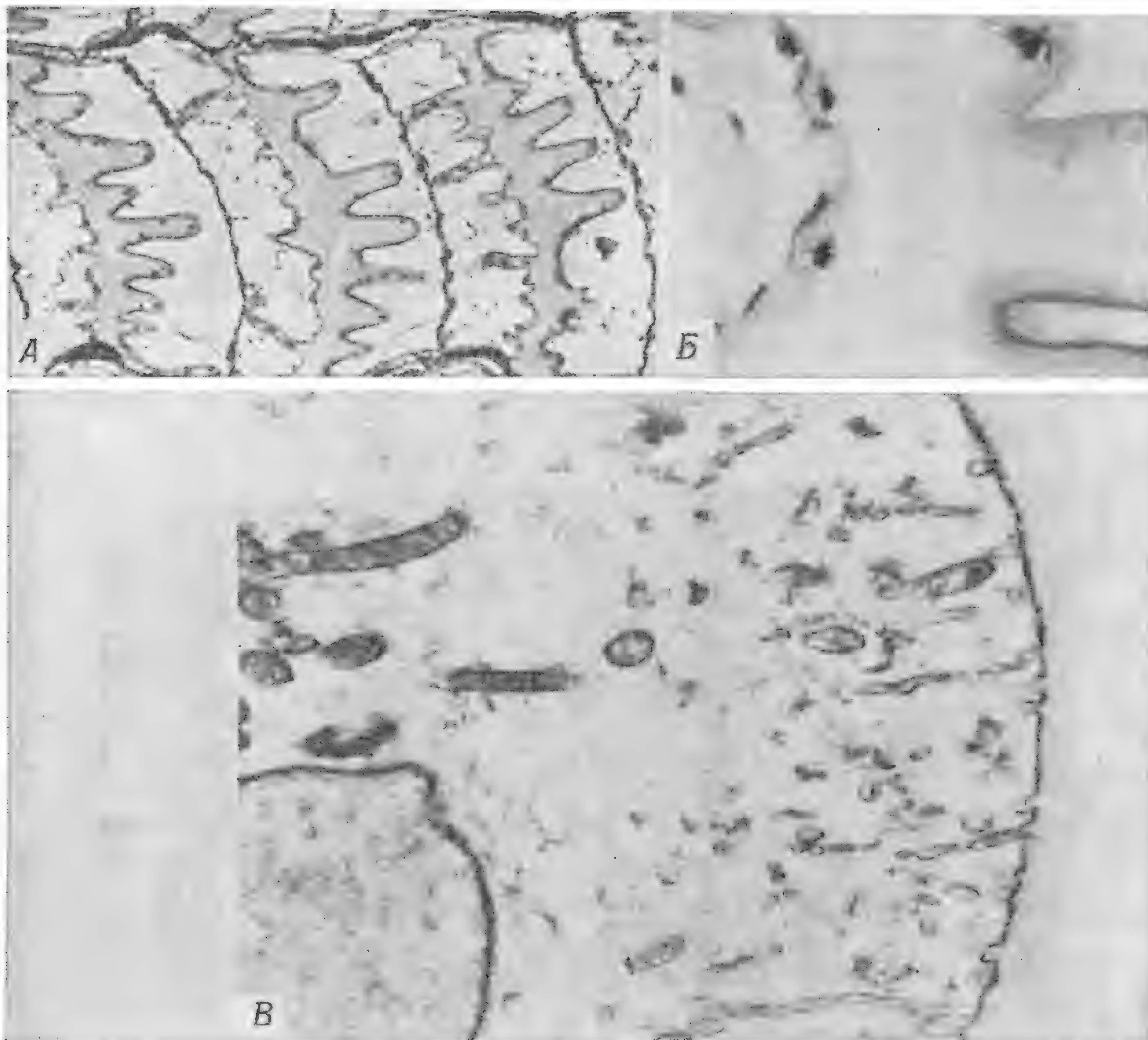


Рис. 480. Электрический орган электрического угря.

А. Микрофотография небольшого участка ткани ($\times 250$); видны 6—8 электрических пластинок (клеток, специализированных для выработки электричества и расположенных внутри «отделений», разделенных соединительнотканными прослойками). Б. Микрофотография отдельной электрической пластинки ($\times 1500$). В. Электронная микрофотография неиннервированной поверхности электрической пластинки ($\times 25\,000$). Можно видеть ядро (округлое образование в нижнем левом углу) и митохондрии (округлые и продолговатые темные тельца, лежащие близ ядра). Справа — плазматическая мембрана, впячивания которой образуют многочисленные каналцы, входящие в клетку.

У бабочек частота взмахов, совершаемых крыльями, находится в прямой зависимости от частоты нервных импульсов, приходящих к мышцам. Крылья движутся вверх и вниз в соответствии с ритмом поступающих импульсов. Частота этих движений варьирует от 8 взмахов в секунду у крупных бабочек до 75 и больше у некоторых мелких насекомых.

У мух, пчел и некоторых других насекомых взмахи крыльев не соответствуют частоте нервных импульсов. Пока частота импульсов составляет примерно 100 в секунду, крылья остаются неподвижными, но при больших частотах начинаются быстрые сокращения летательных мышц. Как только частота взмахов превысит определенный уровень, в самой системе мышц возникает автономный ритм сокращений, так называемый *миогенный ритм*, в отличие от *нейрогенного ритма* у других насекомых. Частота взмахов крыльев у насекомых с миогенным ритмом может достигать 300—400 в секунду. Для миогенного ритма решающее значение имеет напряжение в системе. Две мышцы должны действовать совместно таким образом, чтобы поочередно каждая из них растягивала другую. Частота сокращений зависит от напряжения в системе летательных мышц, которое может быть увеличено путем сокращения других мышц, находящихся в груди. Таким образом, в процессе эволюции быстро летающих мелких насекомых функция координации работы летательных мышц перешла от нервной системы к самим мышцам. Способность ритмически сокращаться в условиях напряжения обусловлена какой-то особенностью физиологии мышечных клеток, возможно, на уровне взаимодействия актина и миозина.

У многих насекомых кончик крыла плавно перемещается из крайнего верхнего или нижнего положения до горизонтальной плоскости, а затем внезапным «щелчком» перескакивает в противоположное крайнее положение. К верхним краям боковых стенок упругой грудной «коробки» изнутри прикреплены небольшие мышцы, которые, сокращаясь, стремятся сблизить эти стенки друг с другом. Расстояние между верхними краями «коробки» минимально, когда крылья подняты или опущены, и достигает максимума, когда они находятся в горизонтальном положении. Таким образом, крыло, перемещаясь из крайнего положения в среднее, движется *против* силы этих мышц, а затем, когда оно пройдет среднюю точку пути, эта сила начинает *содействовать* их движению, и оно резко ускоряется. Это обеспечивает максимальную амплитуду движений крыла и вызывает внезапное растяжение расслаблен-

ной группы мышц перед самым их сокращением, а растяжение увеличивает силу сокращения мышц как у членистоногих, так и у позвоночных.

Все виды мышечного сокращения сопровождаются электрическими явлениями — потенциалами действия (рис. 475). Как правило, мышечные волокна «включены» в мышце параллельно, и поэтому разность потенциалов, создаваемая даже большой мышцей, не больше той, которую создает отдельное волокно. Однако в электрическом органе рыбы, например электрического угря, видоизмененные мышечные клетки (электрические пластинки) соединены последовательно (рис. 480). Хотя каждая пластинка создает разность потенциалов около 0,1 В, при разряде всего органа, состоящего из нескольких тысяч пластинок, напряжение может достигать сотен вольт. Как показали измерения, электрический орган угря способен создавать потенциал 400 В и выше; этого достаточно, чтобы оглушить или убить рыбу, которой угорь питается, или нанести весьма чувствительный удар человеку.

318. СТРЕКАТЕЛЬНЫЕ КАПСУЛЫ, ХРОМАТОФОРЫ И СВЕЯЩИЕСЯ ОРГАНЫ КАК ЭФФЕКТОРЫ

У представителей типа кишечнополостных — и только у них — имеются особые клетки, так называемые *книдобласты*, которые образуют *стрекательные капсулы*, или *нематоцисты* (рис. 223). Стрекательная капсула содержит свернутую в спираль зазубренную нить, наполненную ядом, которую она может выбрасывать при раздражении. Такие нити удерживают и парализуют мелких животных, которые служат кишечнополостным добычей. Выбрасывание нити происходит при прикосновении к чувствительному волоску нематоциста. Стрекательная капсула может быть использована только один раз; после этого она отбрасывается и замещается новой, которую образует книдобласт. В момент разрядки капсулы свернутая нить быстро выворачивается наружу и выпрямляется во всю длину — примерно так же, как хоботок у немертины (разд. 178); однако у немертин к хоботку прикреплена мышца, с помощью которой они могут втягивать его обратно для повторного использования.

Кальмары, крабы, рыбы, лягушки и многие другие животные способны изменять окраску своего тела путем расширения и сокращения *хроматофоров* — особых клеток, лежащих в коже и содержащих частицы пигмента (например, меланина). Изменяя свою окраску под цвет окружающего фона, животное имеет больше

шансов остаться незамеченным хищниками. У большинства животных расширение и сокращение хроматофоров находится под гормональным контролем. Информация, получаемая при помощи глаз и иных светочувствительных органов, подвергается синтезу в нервной системе, которая соответственно управляет секрецией гормона.

Наконец, последнюю группу эффе́кторов, используемых при адаптивных реакциях на некоторые раздражители, составляют светящиеся органы светляков, кальмаров, рыб и других животных. Химические реакции, приводящие к испусканию света, были описаны в гл. VI.

У светляков и глубоководных рыб светящиеся органы привлекают особей другого пола и таким образом способствуют сохранению вида; у других животных они могут служить приманкой для добычи.

Рецепторы и эффе́кторы, связанные друг с другом координирующей и интегрирующей деятельностью нервной и эндокринной систем, позволяют животному обнаруживать изменения во внешней и внутренней среде и надлежащим образом реагировать на них. Эти реакции лежат в основе разнообразных форм поведения, важнейшие из которых будут рассмотрены в следующей главе.

ГЛАВА XXIV

ПОВЕДЕНИЕ

Процессы обмена веществ в живых организмах наиболее эффективны, когда они протекают при некоторых постоянных условиях. Между тем внешний мир изменчив — как в пространстве, так и во времени. Все организмы непрерывно обмениваются материалом и энергией с окружающей средой; поэтому колебания в условиях среды, естественно, приводили бы к колебаниям во внутреннем состоянии организма, если бы последнее каким-то образом не регулировалось. Общий характер этой регуляции отчасти определяется средним периодом колебаний внешних условий, взятым в его отношении к продолжительности жизни животного. Если период изменения намного больше продолжительности жизни одного поколения, то регуляция происходит на генетическом уровне. Так, колебания климата, охватывающие миллионы лет, например чередование периодов оледенения и межледниковых периодов, не имеют значения с точки зрения регуляции на уровне индивидуума. В таких случаях особи, неспособные выжить при наступивших изменениях, погибают, а те, которые могут приспособиться к ним, выживают и размножаются. В конечном итоге образуются новые виды.

К изменениям внешних условий, происходящим на протяжении жизни одной особи, приспособляется каждый отдельный организм как таковой. На медленные, сравнительно продолжительные изменения среды организм отвечает акклиматизацией, т. е. постепенным физиологическим изменением. Каждому известно, что альпинисты, прежде чем предпринять восхождение на большие высоты, в течение нескольких дней акклиматизируются в достаточно высоко расположенном базовом лагере. Образование летнего загара — еще один пример физиологического изменения, протекающего медленно, если не считать тех случаев, когда загар приобретает быстро, хотя за эту быстроту приходится расплачиваться немалыми мучениями. Загорелому человеку, несомненно, легче быть на солнце, чем тому, у кого кожа лишена загара. Так же постепенно организм адаптируется к жаркому и к холодному климату.

При более резких изменениях в окружающей среде регуляция у животных осуществляется с помощью быстрых реакций, которые могут быть физиологическими или поведенческими. Когда температура среды быстро повышается, человек потеет; при резком снижении температуры у него может начаться дрожь. Если человек приходит в ярость, то у него повышается содержание адреналина в крови, сердце начинает быстрее перекачивать кровь, лицо может побуреть. Все это физиологические реакции. Вместе с тем, если человеку жарко, он может снять лишнюю одежду, начать обмахиваться веером или перейти в более прохладное место; если же становится холодно, человек делает энергичные движения руками, дует на пальцы, надевает на себя что-нибудь или ищет место потеплее. Это поведенческие реакции. Поведение — одно из средств приспособления к различным внешним условиям и к их изменениям.

319. ЧТО ТАКОЕ ПОВЕДЕНИЕ?

Трудно провести четкую границу между физиологическими и поведенческими реакциями, так как последние неизбежно бывают связаны с физиологическими изменениями. Обычно под поведением мы имеем в виду то, что животное «делает». Но когда животное растет, то при этом тоже можно сказать, что оно что-то «делает»; поэтому, уточняя наше описание, укажем, что поведение чаще всего представляет собой ряд координированных мышечных действий. Иногда они связаны с движением какой-нибудь одной части тела: собака может вилять хвостом, птица — петь, бабочка — выделять летучее вещество, привлекающее самца. А иногда совершаются более сложные двигательные акты, в которых участвует все тело, например локомоция или изменение позы. Однако есть и такие поведенческие реакции, при которых животное, напротив, становится неподвижным: пойнтер замирает в неподвижности, заметив фазана, опоссум «притворяется мертвым», а птенец чайки припадает к земле и, замирая, сливается с окружающим фоном.

Хотя поведенческие реакции обычно осуществляются с помощью мышц (или ресничек, жгутиков, псевдоподий), в них могут участвовать и другие эффекторы. Светляки, многие представители морского планктона и некоторые глубоководные рыбы в определенных ситуациях «включают» свои светящиеся органы, а электрический угорь производит электрические разряды.

Поведение — это чаще всего ответ на изменения в окружающей среде, например на изменения таких физических факторов, как свет, температура, влажность, концентрация кислорода или углекислоты, рН, текстура какой-нибудь поверхности и т. п. Иногда изменения в окружающей физической среде бывают вызваны самими организмами. Примером живого существа, изменяющего физическую среду своего обитания, может служить человек. Подобные изменения вызывает и любое животное, которое уменьшает содержание в окружающей среде кислорода или загрязняет ее ненужными продуктами своей жизнедеятельности. Жуки, обитающие в зернохранилищах, изменяют свою среду, повышая ее температуру и выделяя в нее хиноны. В процессе развития сукцессий растительности живые организмы производят многообразные изменения в физических условиях среды.

Животные реагируют также на изменения в своем биологическом окружении, т. е. на другие организмы: мышь спасается бегством от кошки, комар разыскивает человека, пчела садится на цветок, самец дикой утки ухаживает за самкой.

Изменения во внутренней среде организма также вызывают те или иные поведенческие реакции. Самый обычный пример этого — голод. Если животное в течение некоторого времени не получало пищи, в его внутренней среде происходит ряд изменений: снижается уровень сахара в крови, усиливается моторика желудка. Под влиянием этих и других изменений животное становится беспокойным, начинает ходить (ползать, плавать и т. п.) и «искать» пищу. После насыщения внутреннее состояние организма снова изменяется, беспокойство исчезает и животное может, например, начать охорашиваться или засыпает.

Поведенческие реакции носят адаптивный характер, т. е. способствуют выживанию данной особи или вида в целом. Они заставляют животное удалиться от источника опасности или каким-то образом уменьшить реальную или потенциальную угрозу своему благополучию, используя какую-либо форму регуляции. Во многих случаях поведение может быть

неадаптивным в отношении данной особи, но зато максимально повышает шансы на выживание потомства, а следовательно, и вида. У животных, погибающих после откладки яиц, поведение, связанное с размножением, явно неадаптивно в отношении самки, но необходимо для сохранения вида.

Проблемы, связанные с изменениями в окружающей среде, в основе своей были и остаются одинаковыми для всех животных. Каждое животное должно прожить достаточно долго, чтобы оставить потомство. Это означает, что оно должно избегать неблагоприятных условий, хищников, паразитов и конкуренции со стороны особей своего вида; оно должно обеспечить своему организму достаточное количество сырья и энергии для метаболических процессов; наконец, оно должно найти особь другого пола (если оно не размножается бесполым путем и не является гермафродитом, способным к самооплодотворению), успешно спариться с ней и в некоторых случаях еще охранять или воспитывать свое потомство. Нет двух таких видов, которые достигали бы этих целей одним и тем же способом. Поведение, направленное на решение этих задач, так же разнообразно, как и морфологические приспособления; оно столь же характерно для каждого вида, как и размеры, форма и окраска тела, запах и издаваемые звуки. Существуют даже настолько сходные между собой виды животных, что их можно различить лишь по некоторым особенностям поведения. Есть, например, два вида (или подвида) сверчков *Nemobius*, различимых только по стрекотанию, которое позволяет четко дифференцировать их.

В сходных ситуациях разные виды ведут себя по-разному. Различные ситуации вызывают у одного и того же животного различное, соответствующее обстоятельствам поведение. Обе эти категории различий — между видами и между разными поведенческими реакциями одной особи — отражают различия в организации мышечной активности. У кровососущего комара мышцы действуют иначе, чем у прямокрылого, грызущего листья, а у летучей мыши, которая ловит комаров, — не так, как у богомола, подкрадывающегося к мухе. Точно так же иволга, сплетающая гнездо из растительного материала, производит одни движения, а ласточка, которая строит гнездо из глины, — другие. Необычайно частая песенка обыкновенного крапивника требует иной последовательности мышечных сокращений, чем пение дрозда-отшельника, напоминающее звуки колокольчика.

Соответственно различен характер мышечной

активности при разных действиях одной и той же особи, например при драке, бегстве, «ухаживании» или постройке гнезда. Различия могут быть топографическими (в одном случае работает одна группа мышц, в другом — какая-то другая) или временными (т. е. касающимися частоты и последовательности мышечных сокращений). В большинстве случаев разные действия различаются как в том, так и в другом отношении.

Поскольку поведение отражается обычно в двигательных, тормозных (прекращение движения) или секреторных реакциях на те или иные изменения во внешней или внутренней среде, необходимую основу его составляют не только системы эффекторов, но также функциональные возможности органов чувств и нервной системы. Животное не может реагировать на изменение температуры, если у него нет температурных рецепторов; оно не может летать, если у него нет крыльев, кричать, петь или лаять, если у него нет голосовых связок, становиться на задние лапы, если строение его тела не позволяет этого. Животное не сможет писать слова, даже если у него большой палец на руке противопоставляется остальным, но нет нервных механизмов, которые направляли бы руку, с тем чтобы она выводила буквы. Таким образом, поведение осуществляется в границах, определяемых возможностями рецепторной, эффекторной и нервной систем. Каждая из этих систем участвует в поведенческой реакции, накладывая свой отпечаток на ее характер. Роль переменного фактора среды, т. е. стимула, зависит от взаимодействия и характера интеграции между этими различными системами. Их организация может быть такова, что стимул вызывает включение какой-нибудь несложной программы мышечных действий, которая, будучи «запущена», продолжается автоматически. В другом случае мышечное действие может непрерывно контролироваться сенсорными сигналами, которые возникают в результате самого этого действия и используются для его регуляции и корректировки. И наконец, стимул может служить «пусковым» сигналом для сложной реакции, которая полностью запрограммирована в центральной нервной системе на основе генетической информации. Эти три случая рассмотрены на ряде примеров в последующих разделах.

320. РЕФЛЕКСЫ

В самых простых случаях раздражитель вызывает неизменную, точно предсказуемую реакцию со стороны какой-либо мышцы или

группы мышц, и поведение здесь определяется лишь наличием соответствующего органа чувств, соединенного нервной связью с определенной мышцей или группой мышц. Классическим примером служит *коленный рефлекс* — простейший *рефлекс на растяжение*. Резкий удар по сухожилию ниже коленной чашечки растягивает прикрепленную к нему мышцу, и это вызывает раздражение сенсорного органа мышечных веретен (рецепторов растяжения; рис. 481). Импульсы от рецепторных нейронов направляются по их аксонам в спинной мозг, где возбуждение передается через синапс двигательным нейронам, заставляющим мышцу сократиться, и нога «подскакивает». Реакция здесь очевидным образом зависит от наличия нервной связи между рецептором растяжения и определенной мышцей. Это пример *моносинаптической рефлексорной дуги*.

У сложно организованных животных существует много элементарных поведенческих актов, определяемых функционированием весьма несложных *нейронных цепей*. Однако рефлексорные дуги, лежащие в основе этих элементарных реакций, не являются простыми «выключателями», так как синапсы, через которые входное звено цепи соединено с выходным, обладают рядом особенностей, видоизменяющих входной сигнал. Существует, например, синаптическая задержка, которая тем короче, чем сильнее раздражитель; таким образом, быстрота поведенческой реакции прямо зависит от силы вызывающего ее стимула. Существует, кроме того, явление *следового разряда*: синапс может некоторое время оставаться активным и после прекращения раздражения. Таракан начинает бежать, если прикоснуться к его анальным церкам; если же снять раздражитель, то он останавливается не сразу. Это продолжение реакции отчасти обусловлено следовым разрядом в одном из синапсов брюшной нервной цепочки. В синапсах происходит также *временная суммация*: одиночный входной сигнал может оказаться слишком слабым для того, чтобы активировать двигательный нейрон, но несколько слабых сигналов, если они следуют друг за другом достаточно быстро, могут суммироваться и вызвать реакцию. Примером подобного явления служит реакция хоботка у мухи. Можно подобрать раствор сахара такой концентрации, что при воздействии на ротовые части мухи он будет стимулировать вкусовые волоски, не вызывая, однако, поведенческой реакции — характерного вытягивания хоботка, но если достаточно быстро повторить раздражение, не изменяя концентрации раствора, то муха вытянет хоботок.

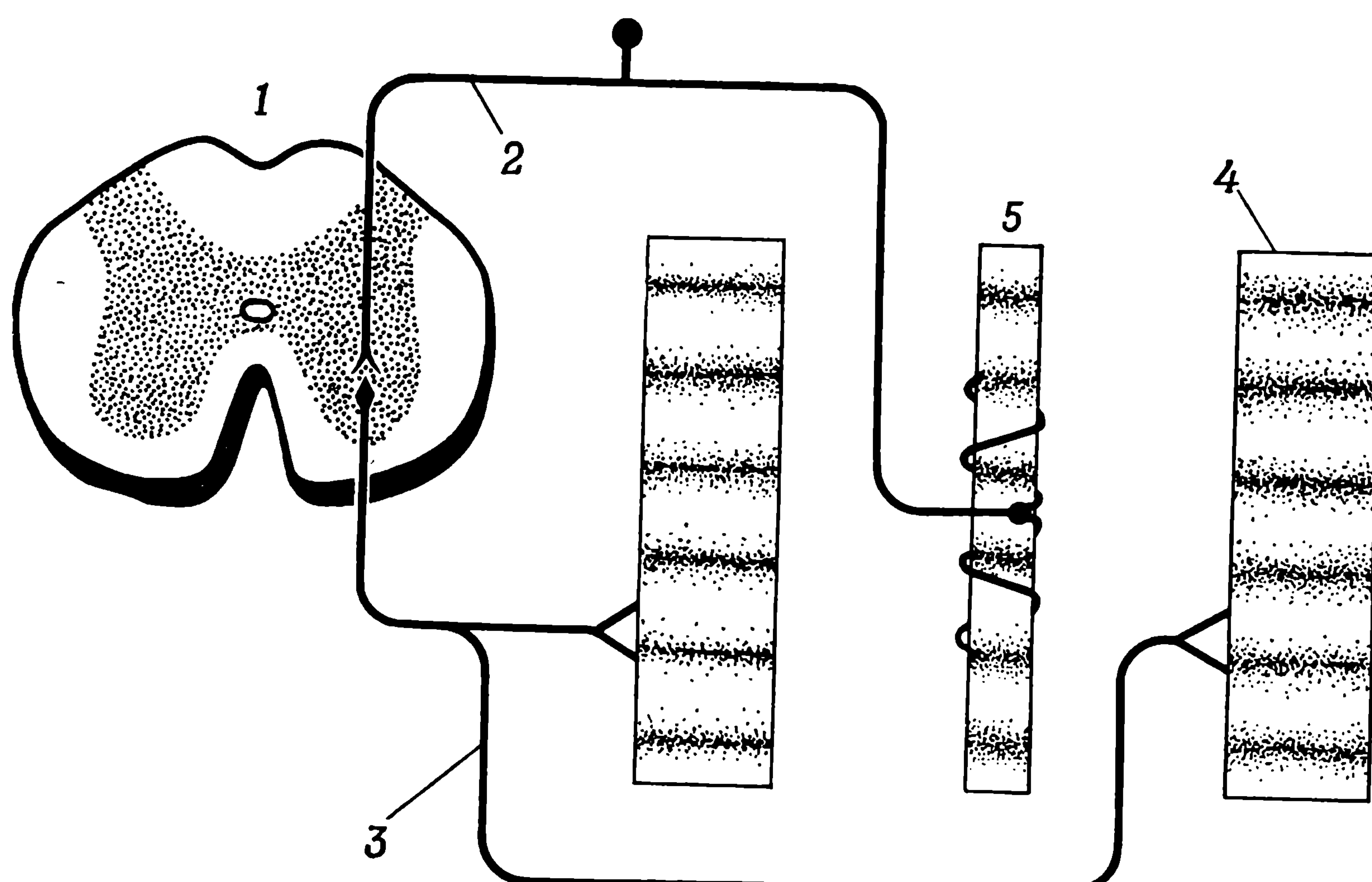


Рис. 481. Схема рефлекса на растяжение — пример моносинаптической рефлекторной дуги.

1 — спинной мозг; 2 — чувствительное нервное волокно; 3 — двигательное нервное волокно; 4 — мышца; 5 — мышечное веретено.

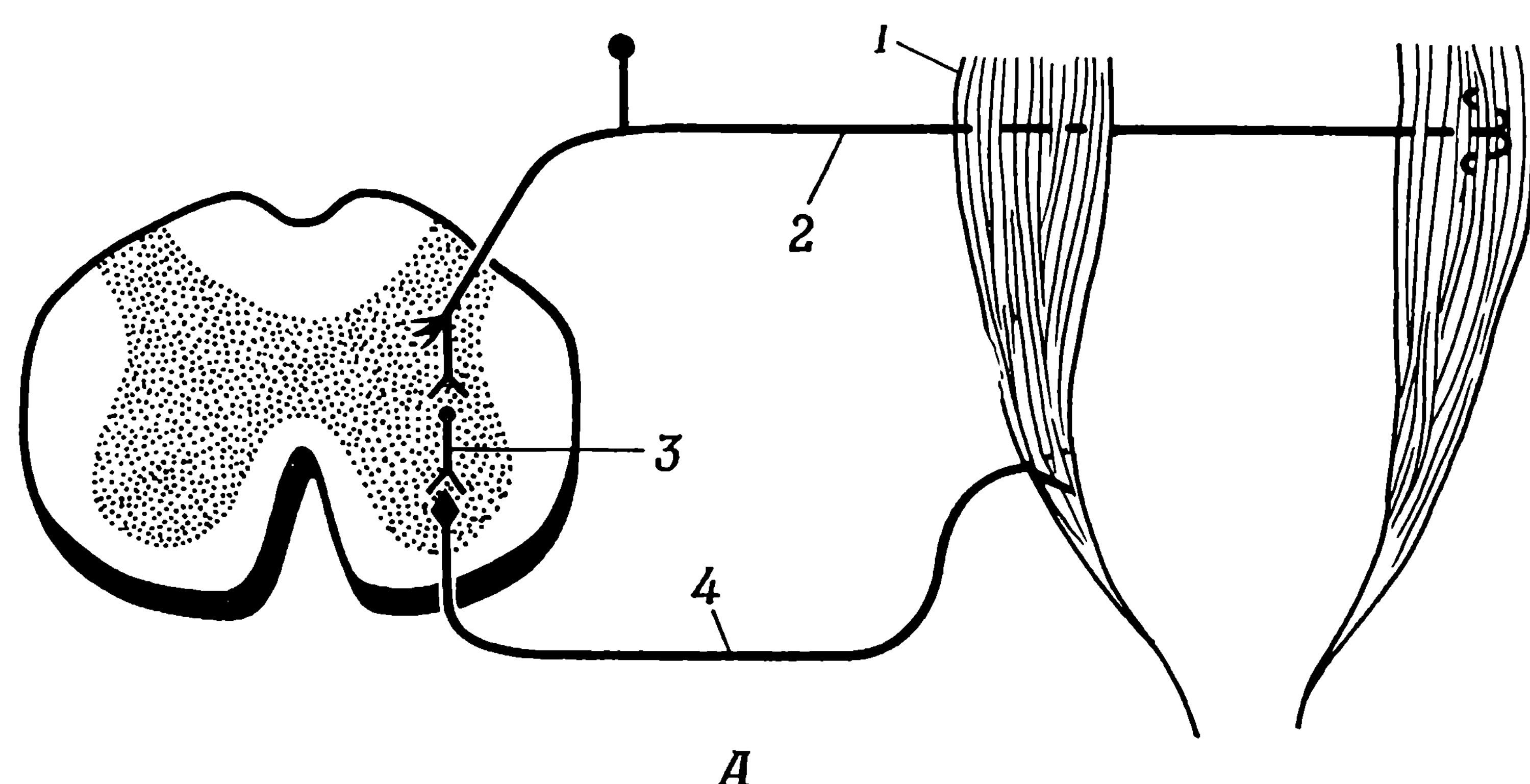
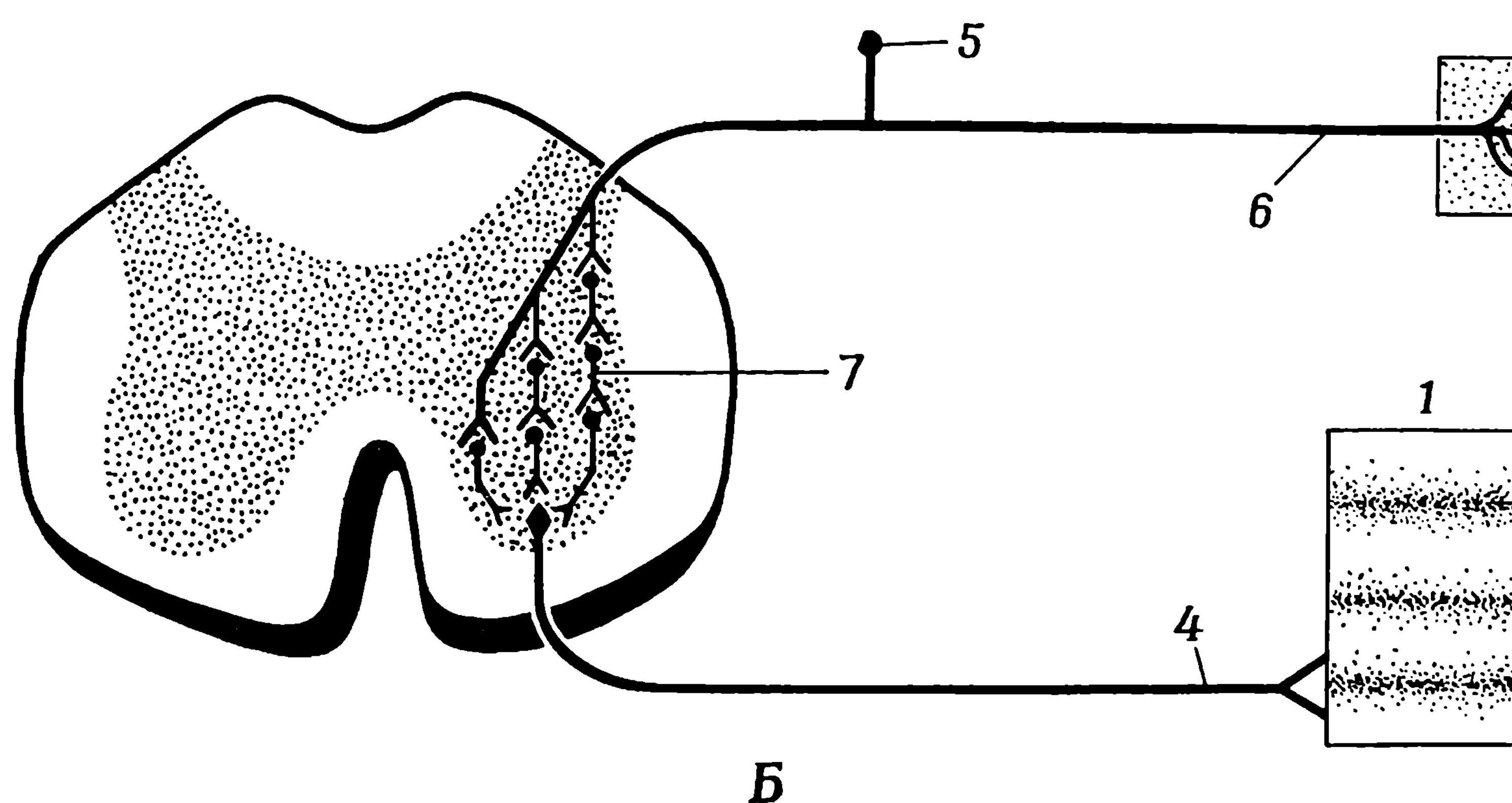


Рис. 482. Рефлекторные дуги.

А. Кратчайший нервный путь между мышечным рецептором растяжения и двигательным нейроном, аксон которого направляется к мышце-антагонисту. Б. Схема полисинаптической рефлекторной дуги между рецепторами кожи и двигательными нейронами. 1 — мышца; 2 — афферентный нейрон типа 1А; 3 — тормозный вставочный нейрон; 4 — двигательный нейрон; 5 — ганглий заднего корешка; 6 — чувствительный нейрон от кожи; 7 — вставочные нейроны.



При наличии на одном нейроне двух или более входных синапсов возможна *пространственная суммация*. Сигнал, приходящий по одному нервному волокну, сам по себе слишком слабый, чтобы вызвать реакцию, может оказаться эффективным в сочетании с другим сигналом, поступающим на какой-нибудь другой вход.

Как временную, так и пространственную суммацию можно продемонстрировать на *чесательном рефлекс*е собаки. Если участок кожи в области правой или левой лопатки подвергнуть слабому электрическому или механическому раздражению, собака поднимет соответствующую заднюю ногу и почешется. При этом нога совершает ритмические движения с частотой 4 раза в секунду независимо от частоты раздражения. Если слабый электрический удар повторить 18 раз в течение 1 с, никакой реакции не последует, но 44 таких удара уже вызовут реакцию. Это результат временной суммации. Если же нанести собаке слабый удар, не способный вызвать реакцию (т. е. *подпороговый*), одновременно со столь же слабым раздражением нескольких других участков кожи, то последует реакция. Это пример пространственной суммации.

В отличие от моносинаптического коленного рефлекса в других рефлексах у позвоночных могут участвовать два или несколько синапсов. Например, в рефлексорном торможении мышцы-антагониста участвуют два синапса, так как между чувствительным и двигательным нейронами включен еще вставочный нейрон (рис. 482). В данном случае это *тормозный* вставочный нейрон: будучи стимулирован сенсорным сигналом от одной мышцы, он тормозит действие другой мышцы — антагониста первой.

При увеличении числа синапсов в рефлексорной дуге сложность поведения сильно возрастает; например, *сгибательный рефлекс* проявляется по-разному в зависимости от силы раздражения. В опытах со спинальными собаками (т. е. собаками, у которых перерезаны связи между спинным и головным мозгом) слабое болевое раздражение подушечки одной из лап приводит к тому, что животное отодвигает стопу этой лапы. При более сильном раздражении нога энергично сгибается в колене, а при еще более сильном она сгибается также в тазобедренном суставе. Такое расширение области, вовлекаемой в реакцию, при увеличении силы раздражителя называется *иррадиацией*. На рис. 483 показаны возможности усложнения рефлексорных реакций при подключении дополнительных рефлексорных дуг и вставочных нейронов.

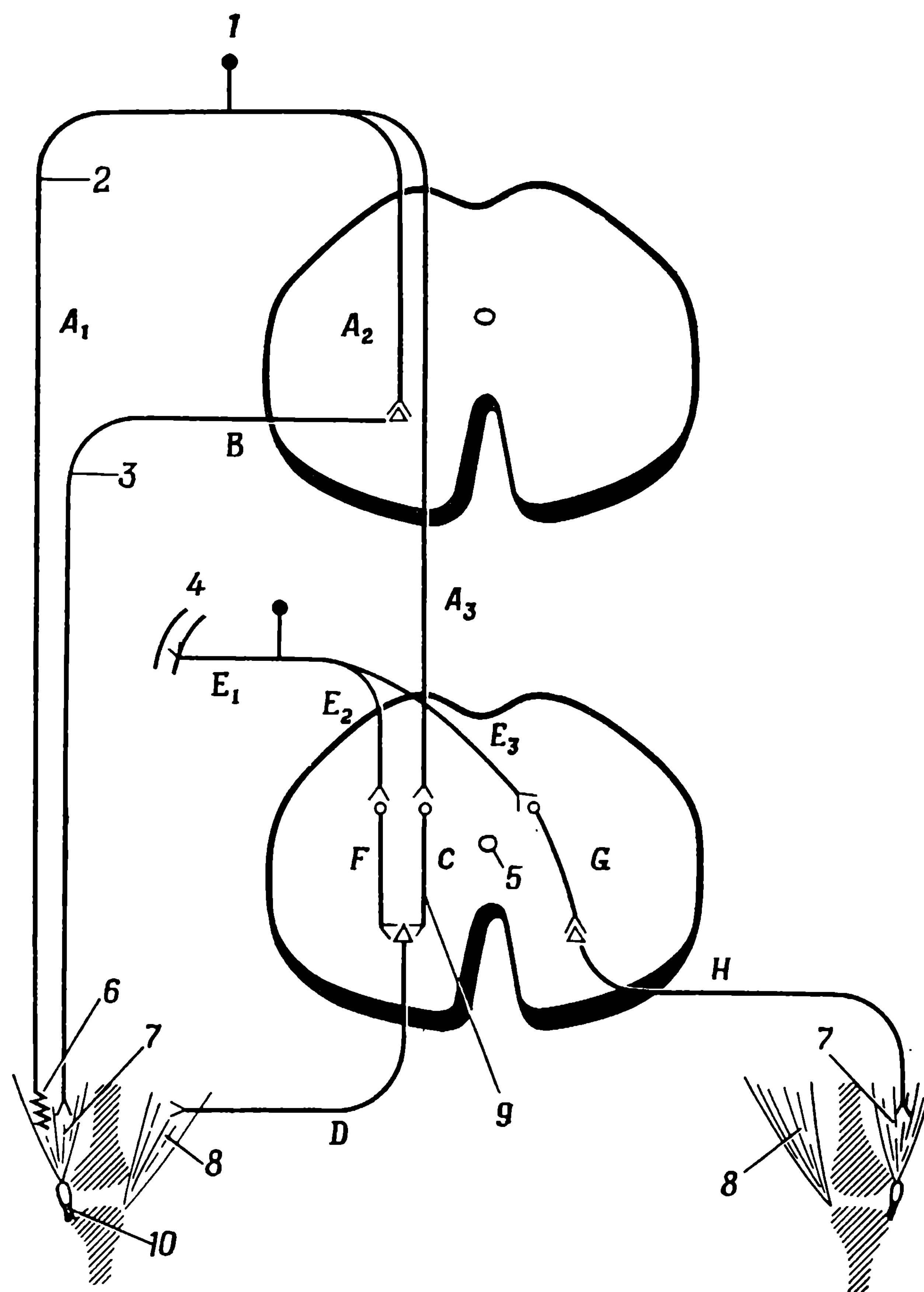


Рис. 483. Примеры соединений между сенсорными, вставочными и двигательными нейронами, образующими различные рефлексорные дуги (на схеме представлены два смежных сегмента спинного мозга).

Моносинаптическая дуга коленного рефлекса активируется при растяжении мышцы-разгибателя в результате удара по сухожилию ниже коленной чашки. Сенсорный нейрон A_1 передает сигнал от рецептора растяжения по своей центральной ветви A_2 мотонейрону B , который вызывает сокращение разгибателя и подбрасывание ноги. Одновременно с этим происходит реципрокное торможение мышц-антагонистов (сгибателей) — вероятно, по полисинаптической дуге; другая ветвь (A_3) сенсорного нейрона A через вставочный нейрон C тормозит мотонейрон D , что приводит к расслаблению сгибателей.

Полисинаптическая дуга рефлекса отдергивания ноги при болевом раздражении кожи стопы состоит из сенсорного нейрона E , его центральной ветви E_2 , вставочного нейрона F и двигательного нейрона D , возбуждение которого приводит к сокращению сгибателей.

Одновременно с этим происходит перекрестный разгибательный рефлекс: другая ветвь сенсорного нейрона (E_3) через вставочный нейрон G возбуждает двигательный нейрон H , что ведет к сокращению разгибателей другой ноги. В двух последних случаях на схеме не показаны пути реципрокных тормозных воздействий на мышцы-антагонисты и обратные связи от рецепторов растяжения, которые имеются во всех мышцах. Кроме того, следует иметь в виду, что каждому представленному на схеме звену рефлексорной дуги в действительности соответствует множество нейронов, действующих совместно.

1 — сенсорный ганглий; 2 — чувствительный нейрон; 3 — двигательный нейрон; 4 — кожа; 5 — центральный канал; 6 — рецептор растяжения; 7 — разгибатель; 8 — сгибатель; 9 — вставочный нейрон; 10 — сухожилие под коленной чашкой.

В принципе можно было бы построить «синтетическую модель» поведения животного из одних рефлексов. У так называемых высших животных роль рефлексов в поведении относительно невелика. Однако в поведении некоторых менее сложно организованных форм рефлекс играют гораздо большую роль; поэтому поведение таких животных, как правило, проще и носит более стереотипный характер. Многие действия морских звезд можно объяснить на основе представления о рефлекторных дугах. Поведение их в значительной части связано с движениями амбулакральных ножек, которые могут вытягиваться и сокращаться, а также сгибаться и отклоняться в сторону для совершения «шагающих» движений. Эти вытягивания и сокращения ножек представляют собой неориентированные рефлекторные реакции. Когда на животное набегают волны, все ножки сокращаются одновременно, но это лишь кажущаяся координация — на самом деле они реагируют независимо друг от друга на один общий раздражитель. У ракообразных также имеется много рефлекторных поведенческих реакций: втягивание глазных стебельков, смыкание и раскрытие клешней, движения, связанные с бегством, защитой, питанием и копуляцией.

Объединение рефлекторных дуг в цепи позволяет осуществлять непрерывную регуляцию поведенческих реакций, а это делает возможным сложное поведение с более тонкими количественными градациями тех или иных действий. В качестве примера мы рассмотрим ловлю добычи богомолем: здесь мы увидим, какая поразительная координация может быть достигнута при помощи механизмов обратной связи. Регулятор с *обратной связью* (примером которого может служить обычный термостат, регулирующий температуру домашнего газового нагревателя) — это устройство, в котором информация о результате того или иного воздействия возвращается обратно и используется для управления этим воздействием, т. е. для его усиления или ослабления. Поведение богомола иллюстрирует также влияние последовательности различных раздражителей на отдельные звенья цепи рефлекторных действий.

Богомол сидит в засаде, ожидая появления жертвы. Когда возможная добыча, например муха, появляется в его поле зрения, богомол, глаза которого неподвижны, поворачивает голову прямо к ней. Затем в том же направлении обычно поворачивается и все тело, хотя это не столь необходимо для того, чтобы удар попал в цель. Когда муха в результате собственных передвижений или осторожного подкрадыва-

ния к ней богомола окажется достаточно близко, следует молниеносный удар передними конечностями. Этот удар совершается за 10—30 мс; следовательно, вся информация, определяющая его направление, должна быть получена заранее. Богомолу нужна информация о положении добычи относительно его головы и о положении головы относительно переднего сегмента груди; первую информацию доставляют глаза, а вторую — *проприоцепторы*, расположенные в области сочленения головы с грудью (рис. 484). Обычно богомолу удается

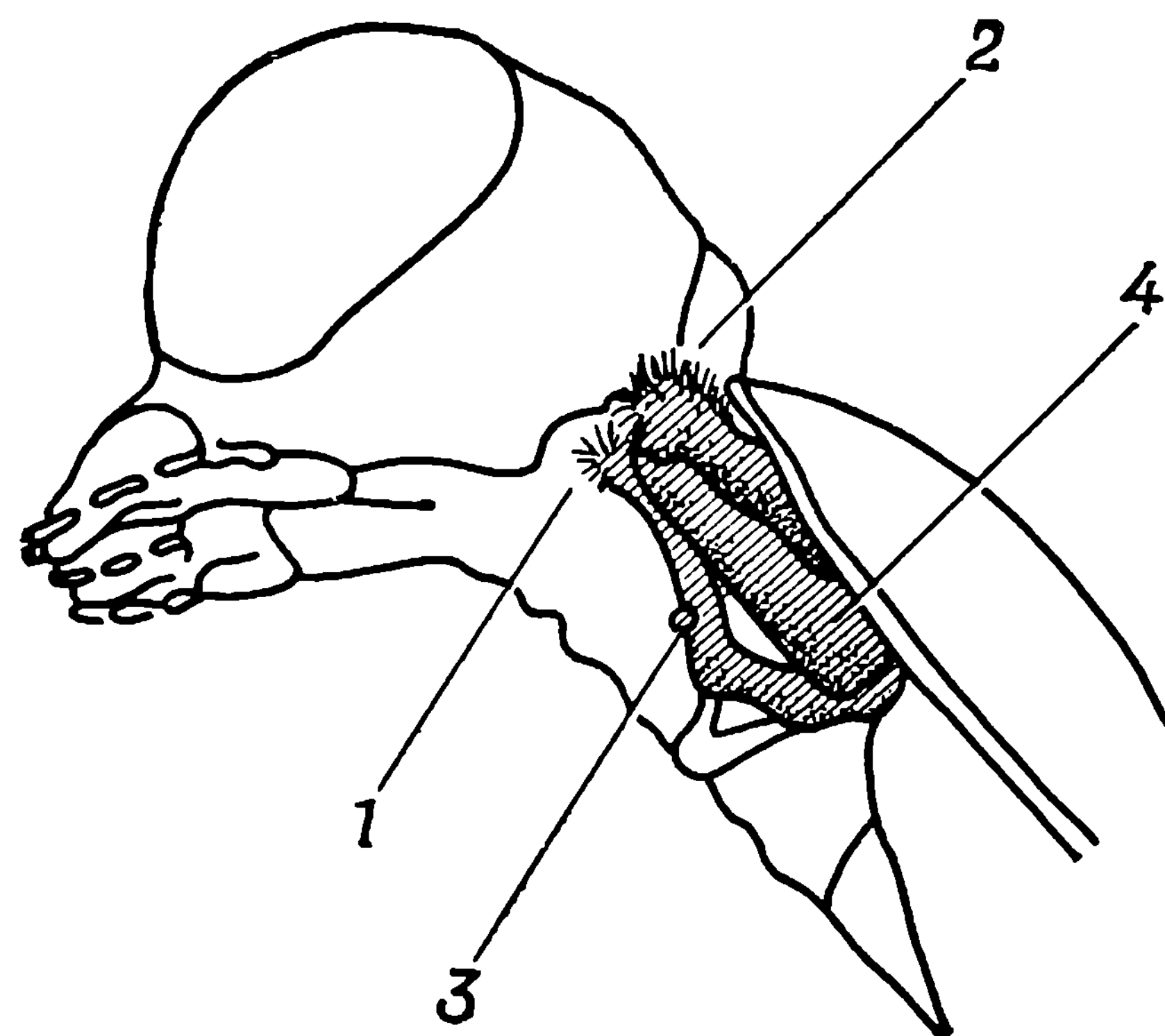


Рис. 484. Проприоцепторы цервикальной области у богомола (вид с левой стороны).

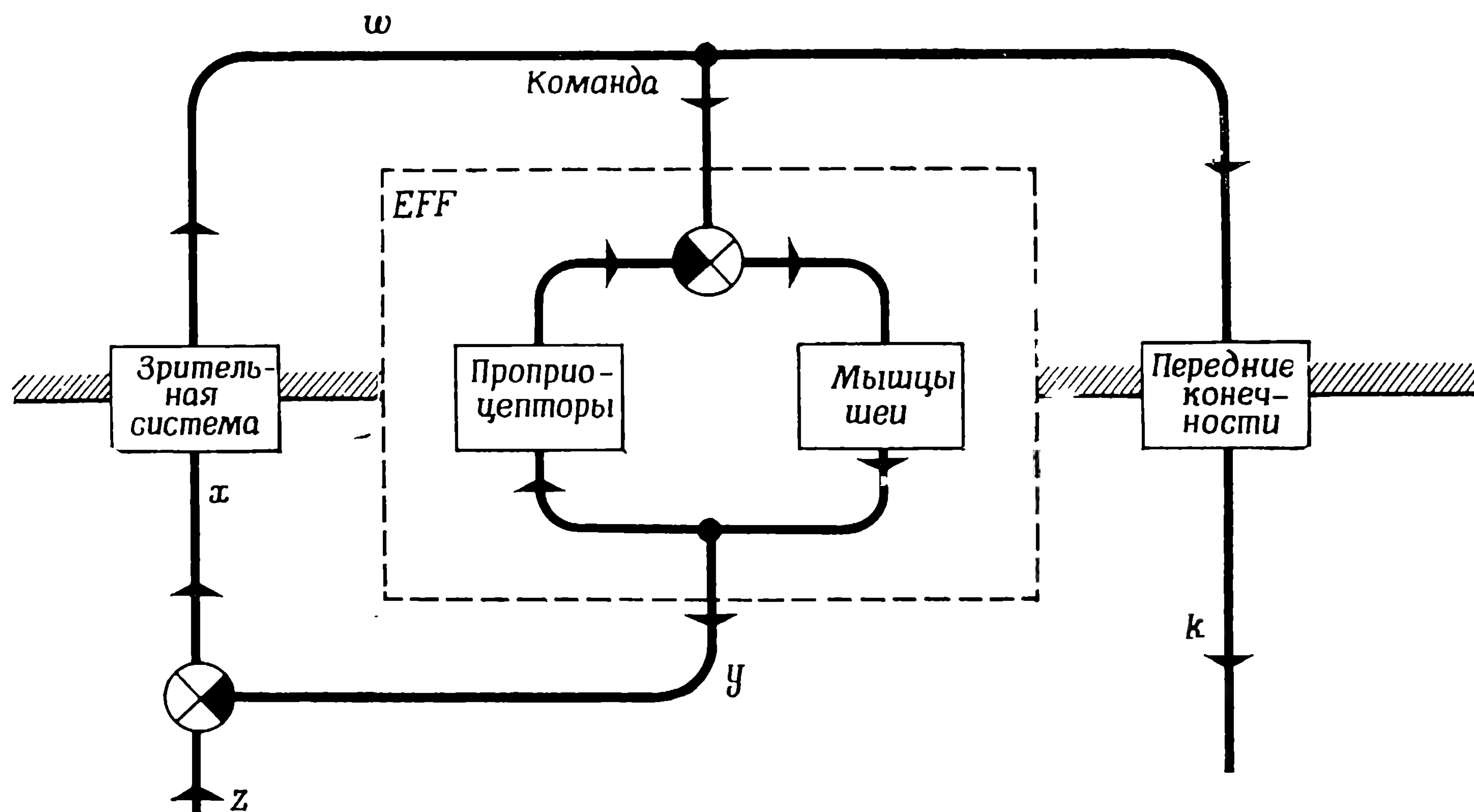
1 — стерноцервикальная пластинка с волосками, расположенная на переднем конце латероцервикального склерита (4); 2 — тергоцервикальная пластинка; 3 — вентральный край латероцервикального склерита.

схватить около 85% мух, которым он наносит удар. Если исключить информацию от этих проприоцепторов, перерезав чувствительный нерв, «попадание» снижается до 20—30%. Но если голову неподвижно приклеить к переднегруди в срединном положении, меткость не нарушается. Если неподвижно закрепить голову, предварительно повернув ее вправо, богомол будет забирает чересчур сильно влево, и наоборот. Если же отключить проприоцепторы на одной стороне и закрепить голову в повернутом положении, ошибки взаимно компенсируются.

Таким образом, направление удара определяется механизмом обратной связи, контролирующим положение головы (рис. 485). Установка головы перед ударом определяется разницей между сообщением из *зрительного центра* (зависящим от угла между направлением на добычу и срединным положением головы) и сообщением из *проприоцептивного центра* (зависящим от угла поворота головы относительно тела). Когда движения фиксации (установки головы по направлению к добыче) закончены,

Рис. 485. Схема связей в системе, управляющей «прицельными» движениями богомола.

Подсистема EFF представляет собой замкнутый контур, производящий поворот головы в положение, определяемое зрительной информацией (w).



направление удара определяется главным образом сигналами из зрительного центра и лишь отчасти — из проприоцептивного. Богомолы, которые с момента вылупления из яйца получали корм из рук экспериментатора, так что им ни разу не пришлось самим ловить муху, способны действовать вполне «квалифицированно» при первой же возможности.

321. СПОНТАННАЯ АКТИВНОСТЬ

Активность типа «стимул — реакция», представленная рефлексом, ограничена в своих возможностях. Она требует наличия весьма сложных нейронных цепей и последовательного воздействия различных раздражителей. В формировании поведения участвуют также спонтанная активность нервной системы и механизмы центрального программирования. В первом случае определенные формы поведения возникают независимо от внешних стимулов, во втором — внешние раздражители служат лишь сигналами для включения той или иной программы действий. Поведение многих простых организмов, у которых уже имеются нервные ганглии, в значительной мере сводится к спонтанной активности. У медуз по краю зонтика в различных местах расположены скопления нейронов и *статоцисты* (рецепторы, чувствительные к направлению силы тяжести), и в этих местах возникают ритмические волны возбуждения; они вызывают ритмические сокращения зонтика, выталкивающие воду, в результате чего медуза плавно движется в воде. После перерезки нервного кольца зонтика координация движений нарушается, хотя небольшие

участки, примыкающие к отдельным ганглиям, продолжают ритмически сокращаться.

Другим примером спонтанной активности может служить поведение пескожила (*Arenicola marina*). Этот морской червь обитает в изогнутых норах, вырытых в иле; благодаря ритмическим движениям тела червя, связанным с дыханием, питанием и перемещением, отверстие в нору остается все время открытым. Эти движения, которые не являются прямой реакцией на внешние стимулы, обусловлены ритмическим сокращением мышц под влиянием импульсов от самопроизвольно действующих нервных «часов», находящихся в различных ганглиях. «Головной мозг» для поддержания такой активности не нужен; кусочки разрезанного червя способны к таким же сокращениям в той же мере, как и целое животное.

322. ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ РЕАКЦИЙ, ПРОГРАММИРУЕМЫЕ НЕРВНЫМИ ЦЕНТРАМИ

Как мы видели, ловля добычи у богомола возможна лишь при условии непрерывной сенсорной регуляции всех движений, подготавливающих нанесение удара, а различные движения пескожила совершаются независимо от внешней информации. Между тем поведение большинства беспозвоночных определяется двигательными импульсами, последовательность которых запрограммирована в центральной нервной системе и не нуждается в какой-либо обратной связи периферии с центром. Иными словами, существуют программы поведения, заложенные в организации самой центральной нервной системы, для которых специ-

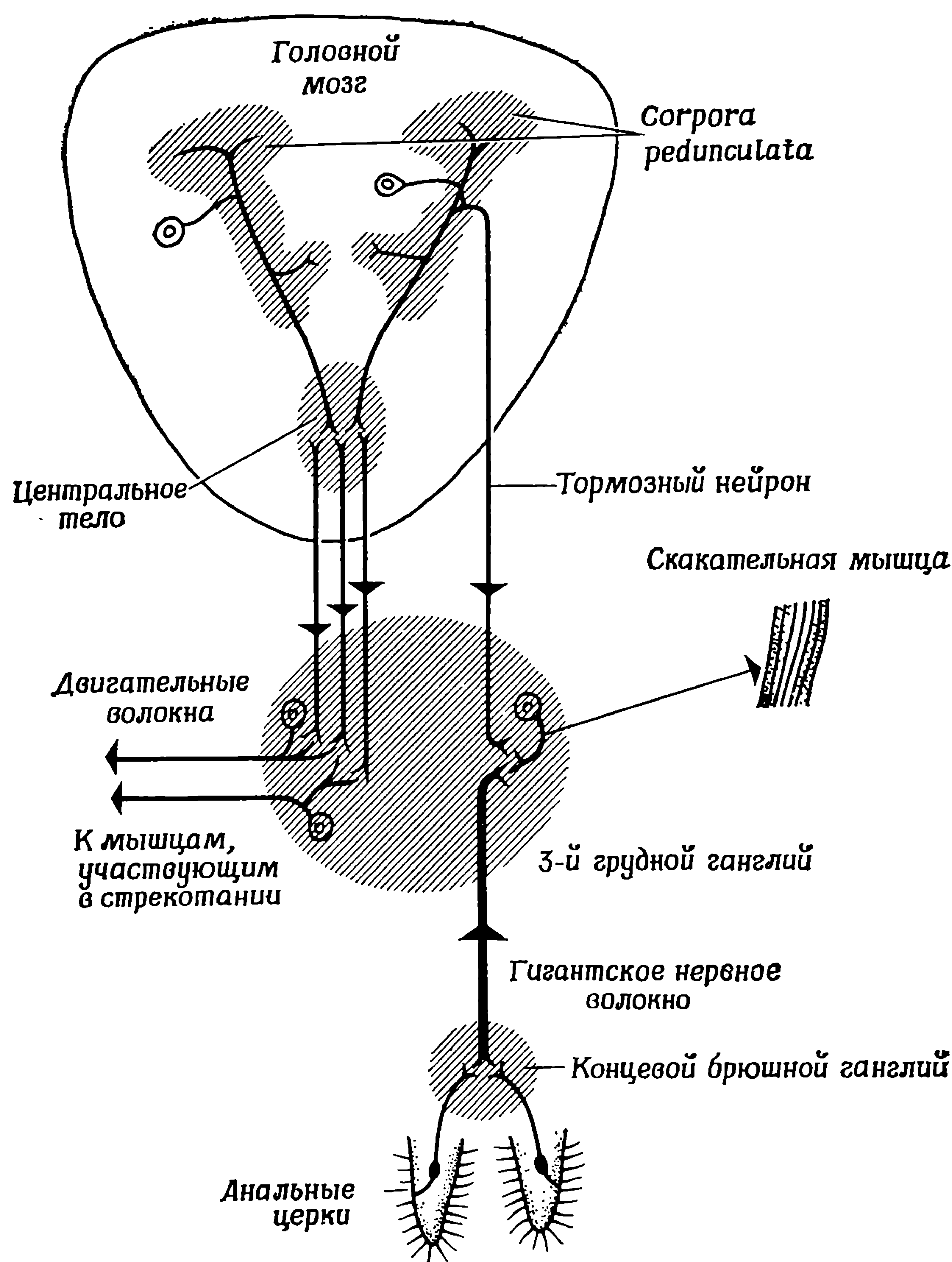


Рис. 486. Основные взаимодействия между ганглиями, управляющими стрекотанием, у кузнечиков и сверчков.

Электрическое раздражение одного из ядер головного мозга, называемых corpora pedunculata, вызывает взрыв нормального стрекотания и одновременно затормаживает двигательные нейроны, управляющие прыжками. «Центральное тело» в головном мозгу организует различные формы стрекотания, и раздражение этого участка ведет к появлению необычных звуков. При стимуляции 3-го грудного ганглия происходит неупорядоченное возбуждение двигательных нейронов. «Настораживающее» действие раздражения анальных церков, которые чувствительны к звукам и движениям воздуха, во время стрекотания затормаживается, и благодаря этому собственные звуки не вызывают у насекомого реакции тревоги.

фические раздражители выступают лишь в роли пусковых (а иногда и направляющих) сигналов. Хорошо изученным примером служит полет саранчи. Ветер, обдувающий особые рецепторы на голове, рефлекторно вызывает посылку импульсов из головного мозга в грудной ганглий, который в свою очередь посылает импульсы по двигательным нервам летательных мышц. Для осуществления полета необходима сложная координация мышечной активности. Последовательность мышечных действий определяется последовательностью импульсов от грудного ганглия. Даже если перерезать все мышцы, так что от крыльев не будет поступать обратно в центр никаких нервных стимулов (т. е. не будет обратной связи от проприоцепторов), ганглий все равно будет посылать моторные импульсы в нормальной последовательности. В обычных условиях проприоцептивная обратная связь влияет на некоторые особенности полета, но она не является необходимой

для выполнения основной программы. Тонкие движения крыльев корректируются у насекомых рефлексом с глаз и с *жуужалец* (служащих органами равновесия), предотвращающими любые случайные отклонения от нормального положения тела и направления полета.

Прекрасным примером центрального программирования служит нервная регуляция стрекотания у сверчков. Сложные последовательности мышечных сокращений, необходимые при различных видах стрекотания, связанных с «ухаживанием», агрессией и т. д., частично определяются в головном мозге. Электрическое раздражение определенной области мозга вызывает стрекотание с нормальными ритмами: эта область посылает команду в другой участок мозга, где организуется специфический «рисунок» активности, воспроизводимый двигательными нейронами грудного ганглия. При искусственном раздражении этого второго участка возникают атипичные фор-

Рис. 487. Самец сверчка *Grillus domesticus* с двумя электродами, вживленными в головной мозг и в проторакальный сегмент.

1 — две стальные проволоочки, изолированные до кончиков, толщиной 20 мкм; 2 — две заземленные стальные проволоочки, образующие петлю в проторакальном сегменте, толщиной 100 мкм.

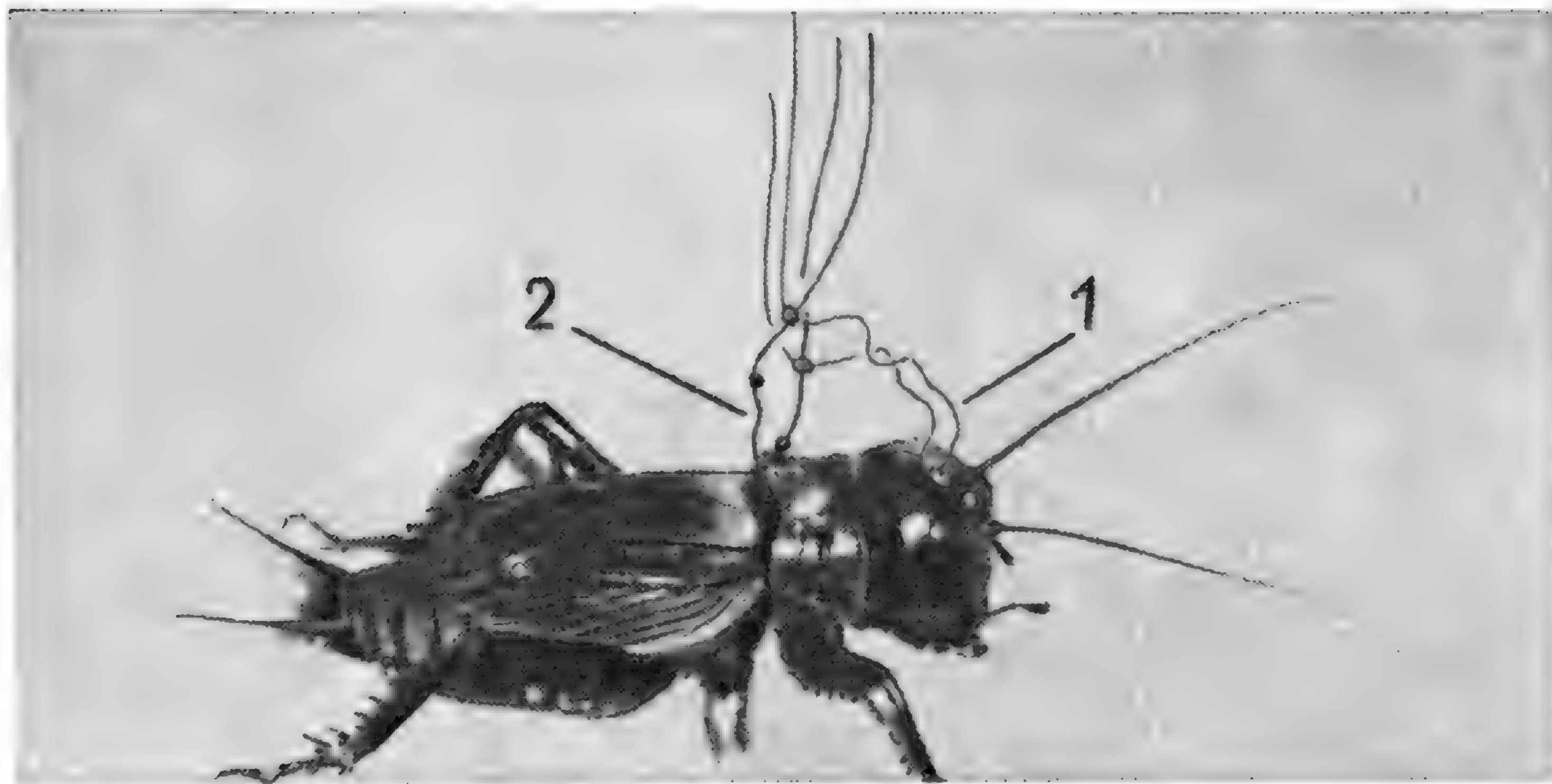
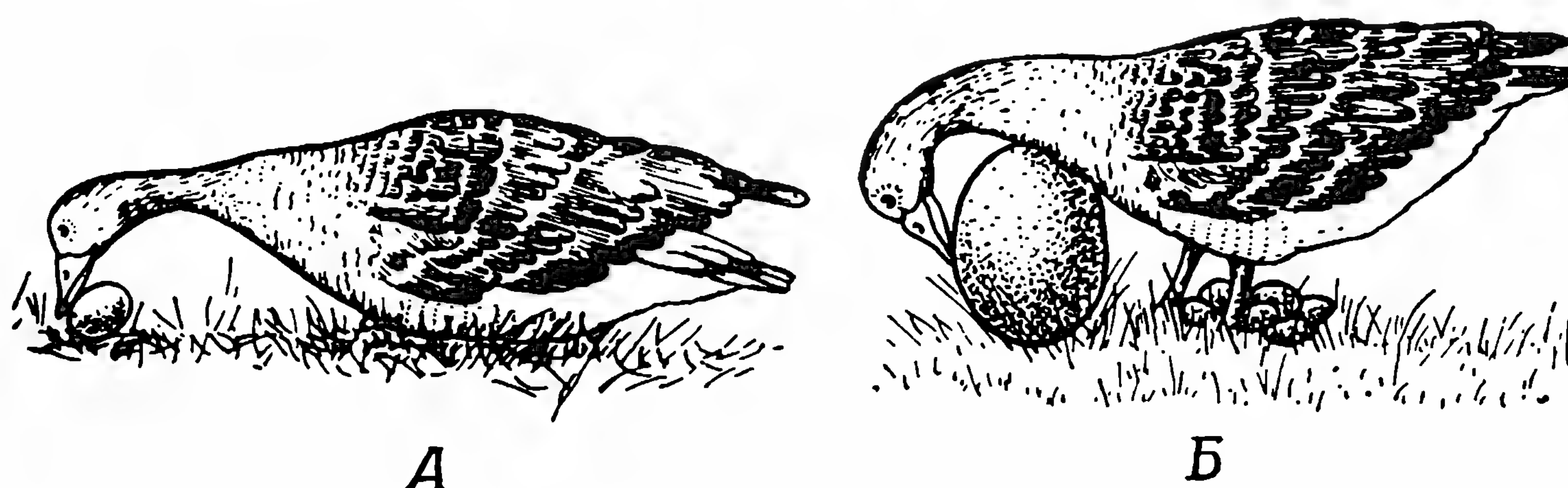


Рис. 488.

А. Дикий гусь, возвращающий в гнездо выкатившееся яйцо. Б. Гусь пытается точно таким же образом катить яйцо гигантских размеров.



мы стрекотания, которые никогда не встречаются в нормальном репертуаре самца (рис. 486 и 487). Стрекотание сверчка — это пример *стереотипного* поведения. Характерная особенность такого рода действий состоит в том, что внешние раздражители необходимы здесь лишь в качестве начальных, «пусковых» стимулов. Однако часто встречаются и такие стереотипные действия, при выполнении которых внешние раздражители играют ориентирующую роль; к ним относится, например, перекатывание яйца серым гусем. Этот гусь, как и многие другие птицы, устраивающие гнездо на земле, возвращает на место яйца, случайно выкатившиеся из гнезда; при этом он подталкивает яйцо, двигая клювом из стороны в сторону, чтобы оно не укатилось в сторону (рис. 488). Если заменить яйцо цилиндром, который не откатывается в сторону, эти боковые компенсаторные движения прекращаются. Но если убрать яйцо и цилиндр, после того как действие в целом уже началось, движения клюва продолжают; иными словами, этот элемент поведения представляет собой стереотипное действие, которое, начавшись под влиянием определенного стимула (когда птица увидела яйцо за пределами гнезда), продолжается независимо от него. Боковые движения непрерывно регулируются раздражителями, исходящими от легко уклоняющегося в сторону яйца; эти раз-

дражители, таким образом, видоизменяют основную реакцию.

Из приведенных выше примеров видно, что в основе поведения животных могут лежать механизмы нескольких различных типов. *Рефлекторные реакции*, действия, регулируемые *обратными связями*, *эндогенная* (спонтанная) *активность* и *центральные программы*, включающиеся под действием специфических внешних стимулов, — все эти механизмы работают согласованно, обеспечивая хорошо координированную мышечную активность, целесообразную в данной ситуации.

323. РАЗДРАЖИТЕЛИ

Роль раздражителей в процессах управления поведением так же многообразна, как и сами эти процессы. Важно помнить, что разные животные воспринимают окружающее по-разному. Пчела видит мир совершенно не таким, как мы. Ее глаза чувствительны к ультрафиолетовым лучам (которых мы не видим). Для нее основные цвета — это ультрафиолетовый, сине-фиолетовый и желтый. Она может отличать белый цвет без ультрафиолета от белого с ультрафиолетом; следовательно, «пчелиный белый» отличается от «человеческого белого». Человек воспринимает смесь крайних участков видимого спектра, т. е. красного и

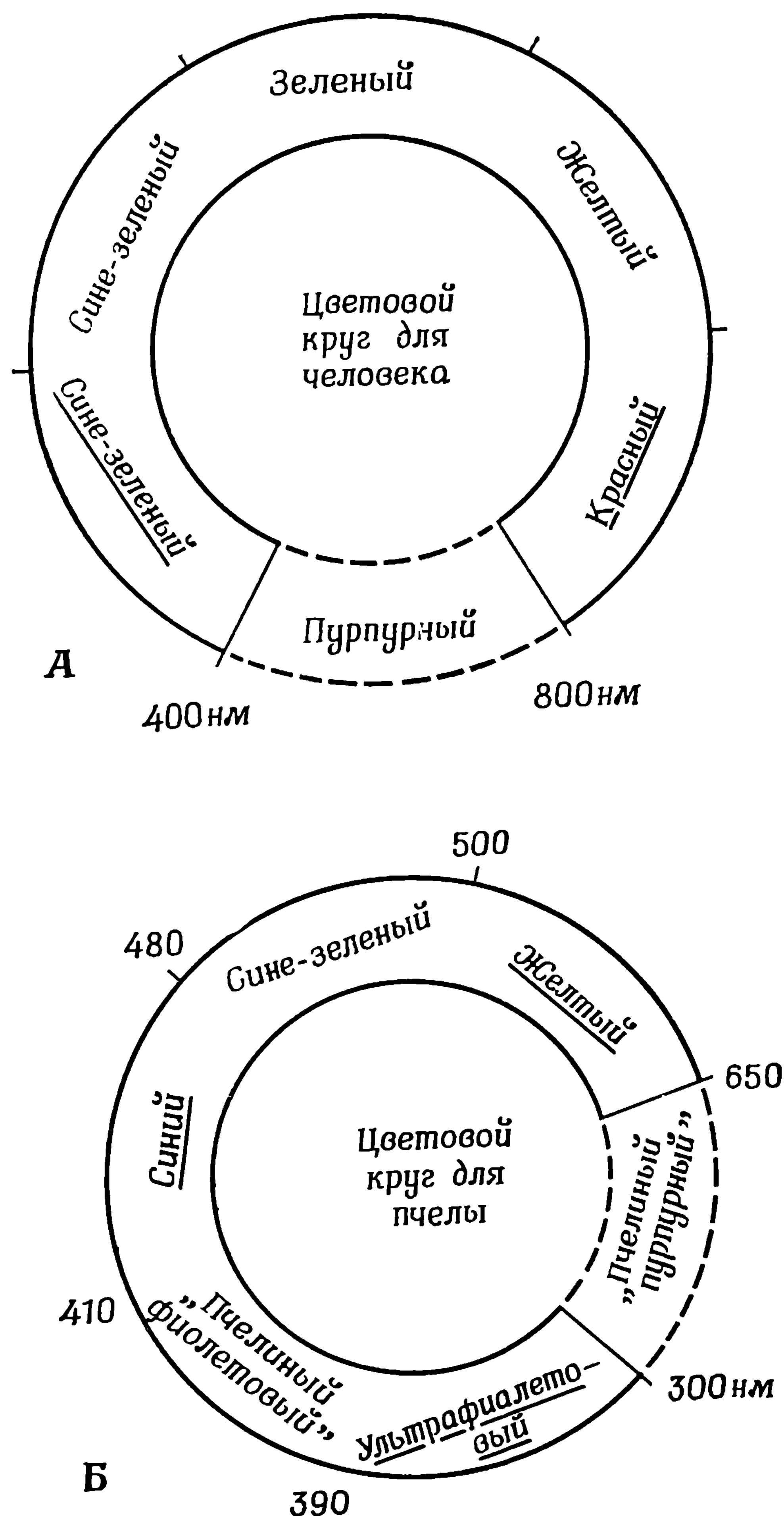


Рис. 489. Цветовые круги для человека (А) и для пчелы (Б).

Три основных цвета подчеркнуты; при смешении их получают промежуточные цвета. Дополнительные цвета расположены на кругах один против другого.

фиолетового излучений, как пурпурный цвет, а для пчелы смесь крайних для нее желтого и ультрафиолетового излучений дает новый основной цвет — «пчелиный пурпурный». Эти различия хорошо видны на «цветовых кругах» для человека и пчелы (рис. 489). Помимо всего этого, пчелы способны воспринимать различия в плоскости поляризации света в разных участках небосвода; поэтому ясное голубое небо не представляется им однородным, как нам.

В животном царстве повсюду встречаются и другие различия в сенсорных способностях. Летучие мыши и ночные бабочки слышат особые звуки, издаваемые ими самими, а также слышат друг друга. Летучие мыши издают звуки высоких частот (ультразвуки), выходящие далеко за пределы диапазона слышимости

для человека. Эти звуки отражаются от любого пролетающего поблизости насекомого, и летучая мышь способна благодаря такой эхолокации ловить добычу в темноте. Но ночная бабочка тоже слышит ультразвуковые сигналы своего врага и старается ускользнуть от него. Иногда исход бывает удачным для мыши, иногда — для бабочки.

Переходя к химическим чувствам, следует прежде всего сказать о превосходном обонянии многих животных. Собаки славятся своей способностью идти по следу, самцы ночных бабочек обнаруживают ничтожные количества половых аттрактантов, выделяемых самками.

У некоторых животных развиты сенсорные способности иного рода: гремучие змеи настолько хорошо чувствуют тепловое излучение, что в полной темноте безошибочно определяют местонахождение добычи. Рыбы, вырабатывающие электричество, могут обнаруживать препятствия по возмущениям электрического поля, которое такие рыбы создают вокруг себя (рис. 490); дельфины используют сонар для ориентировки под водой; пауки улавливают вибрации паутины, в которую попала жертва. Еще более тонкую сенсорную избирательность обнаруживают «детекторы насекомых» у лягушек. Лягушки, главную пищу которых составляют мухи и другие мелкие насекомые, легче замечают мелкие, темные, округлые подвижные объекты вблизи себя, чем более крупные и нерезко очерченные пятна, движущиеся в отдалении. Эту «фильтрацию» зрительного материала осуществляют нейроны сетчатки, специализированные для выявления мелких темных выпуклых объектов.

Ясно, что элементы окружающего мира имеют для разных животных различное значение. Ни одно животное не регистрирует все изменения во внешней среде; более того, даже те изменения, которые отмечаются рецепторами, не всегда оказываются действенными стимулами: раздражитель, эффективный в одно время или в одних условиях, может не вызвать никакой реакции в другое время или при других условиях. Внешнюю информацию «фильтруют» частично органы чувств и частично центральная нервная система. Как мы уже отмечали, возможности органов чувств служат первичным фактором, определяющим, какие элементы внешней среды могут влиять на поведение.

Если бы животному приходилось перерабатывать всю сенсорную информацию, которую оно способно воспринимать, то центральная нервная система, несомненно, оказалась бы невероятно перегруженной. Животное не смогло бы «увидеть за деревьями леса». Поэтому не

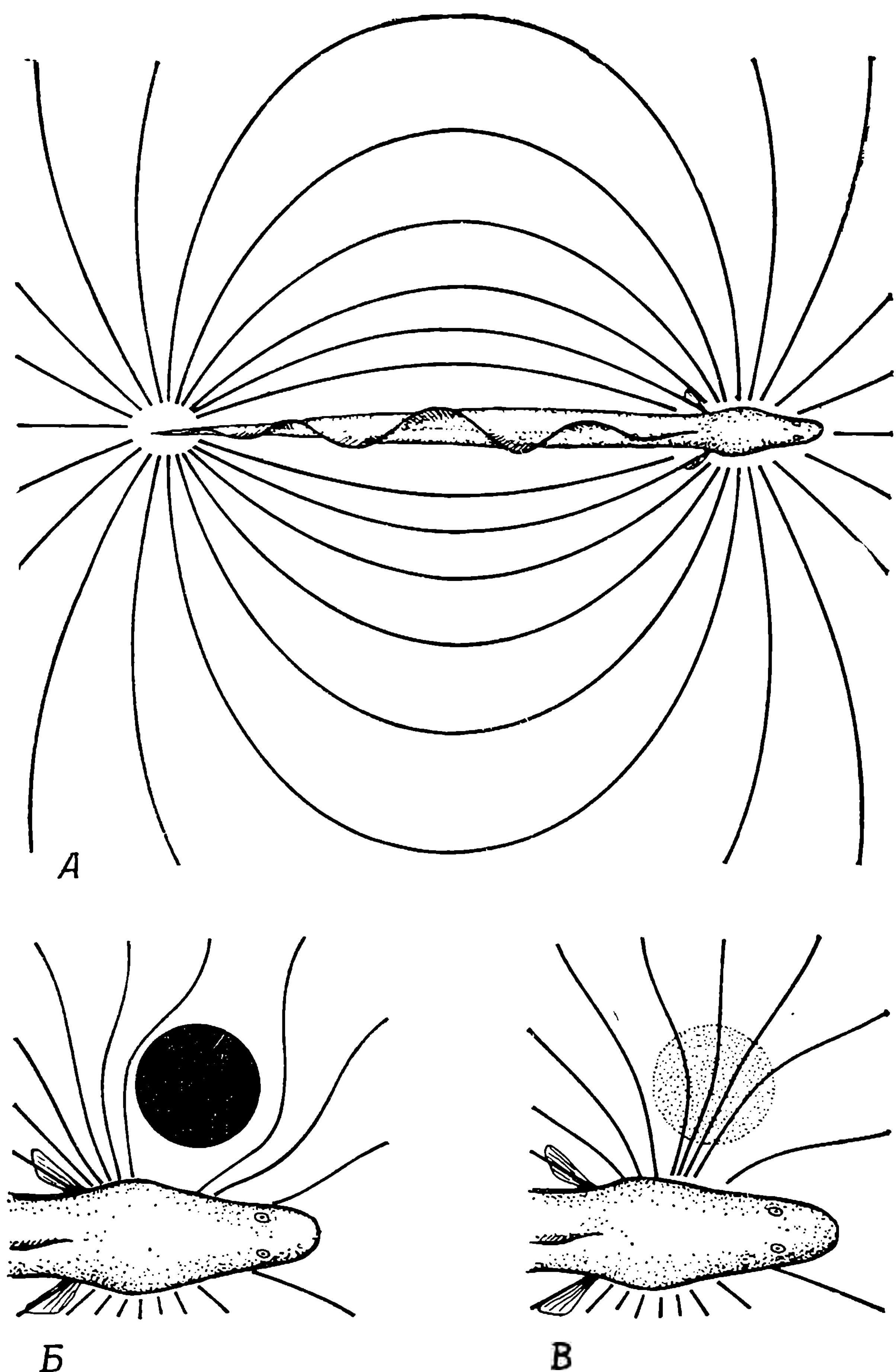
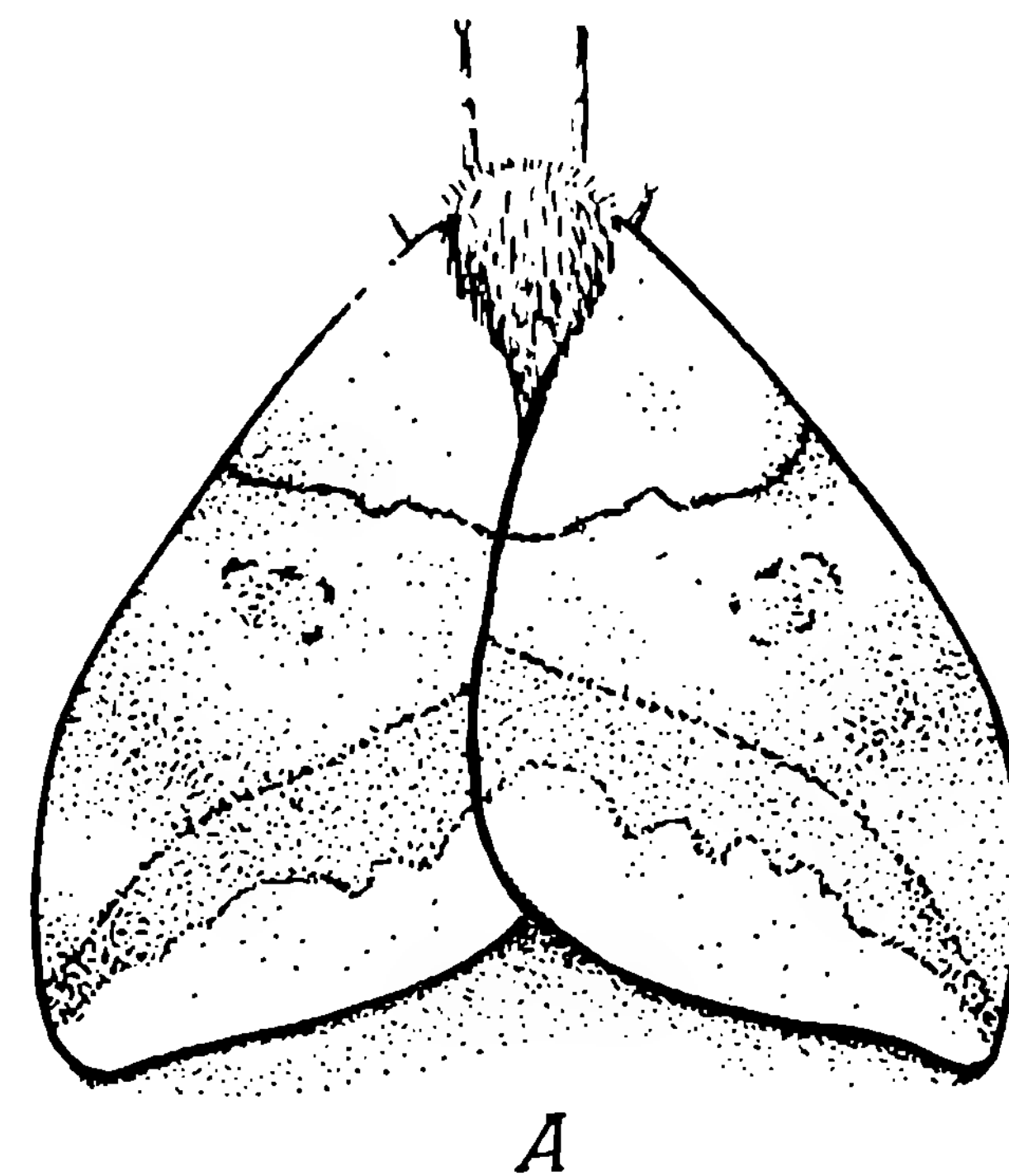


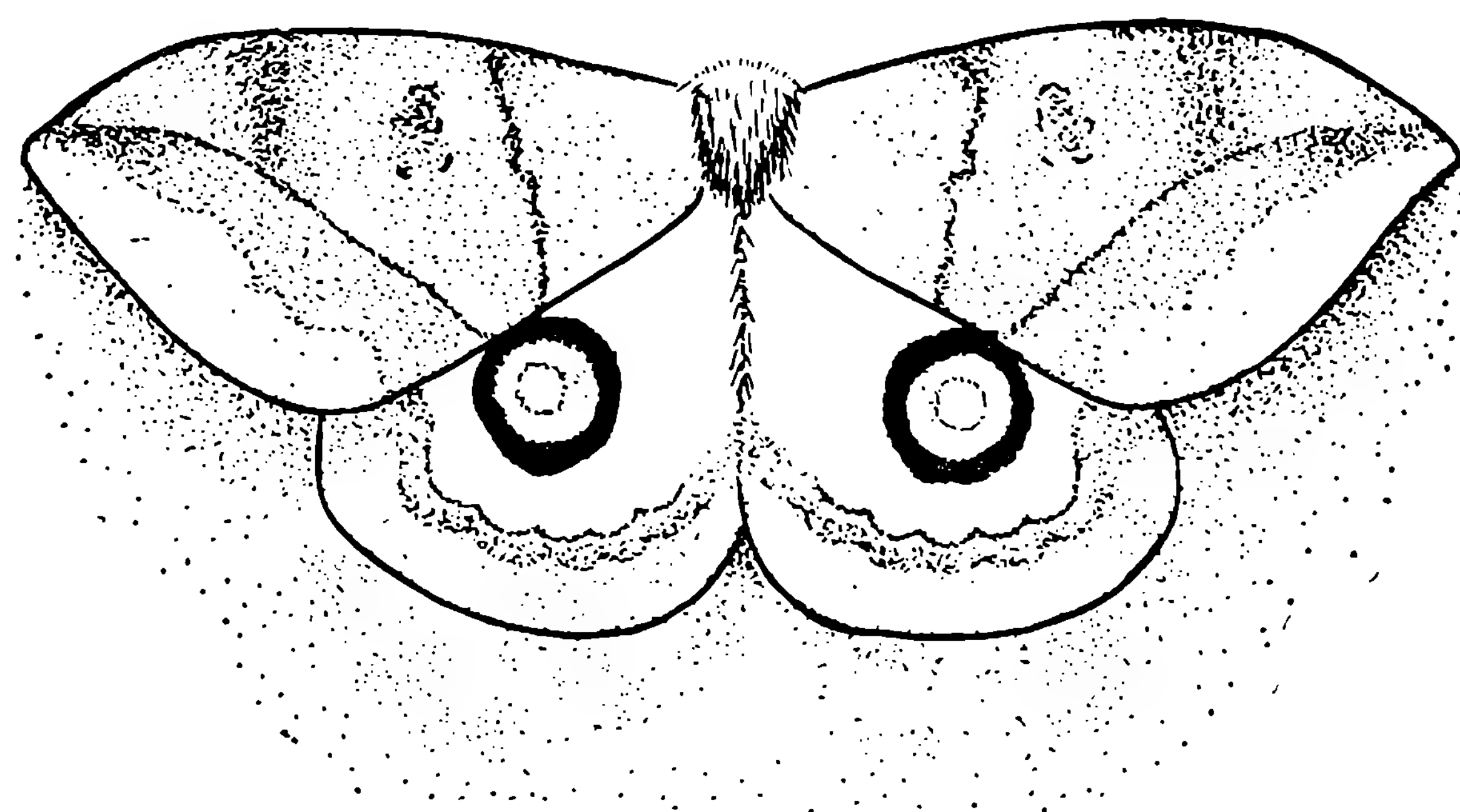
Рис. 490. Эхолокация у рыбы *Gymnarchus*.

Рыба создает вокруг себя электрическое поле; хвост ее заряжен отрицательно, голова — положительно (А). Объекты, обладающие меньшей (Б) или большей (В) электропроводностью, чем вода, вызывают изменения этого поля, которые регистрируются чувствительными органами, расположенными вдоль боков тела.

удивительно, что реактивность носит избирательный характер — животное реагирует лишь на определенный элемент (или группу элементов) среды, который служит «знаком» определенной ситуации. Стереотипные формы поведения всегда бывают связаны с такими «знаковыми» раздражителями. В тех случаях, когда требуется быстрая реакция, например спасение бегством от потенциального хищника, сигнал опасности имеет большее значение, чем детальная характеристика этой опасности. Сигналы тревоги — безразлично, звуковые или зрительные — бывают обычно простыми и контрастными. Мелкие птицы, увидев животное с большими глазами, бросаются от него прочь. Поскольку им постоянно грозит опасность со стороны сов и ястребов, не удивительно, что



А



Б

Рис. 491. Бабочка *Automeris coresus* в покое (А) и после легкого прикосновения, в ответ на которое она демонстрирует два ярких глазчатых пятна на задних крыльях (Б).

они спешат скрыться от любого круглого глаза. У многих бабочек, которыми питаются птицы, выработался «глазчатый» рисунок на задних крыльях. Когда бабочка спокойно сидит, «глаза» прикрыты передними крыльями, но если ее потревожить, она быстро выставляет их на вид, отводя передние крылья в стороны (рис. 491). Такие фальшивые «глаза» характерны, кроме того, и для многих гусениц.

Пользуясь моделями, позволяющими систематически варьировать отдельные признаки предъявляемого стимул-объекта, можно установить, какой из них служит «знаком». С помощью этого подхода удалось выяснить, каким образом самец колюшки отличает самцов от самок. Весной каждый самец выбирает себе «территорию» (индивидуальный участок), с которой он прогоняет других самцов; если же на эту территорию заплывает самка, то он либо «ухаживает» за ней, либо не обращает на нее внимания. Предъявление различных моделей (рис. 492) показало, что наиболее важным отдельным признаком, провоцирующим атаку, служит красная окраска брюшной стороны

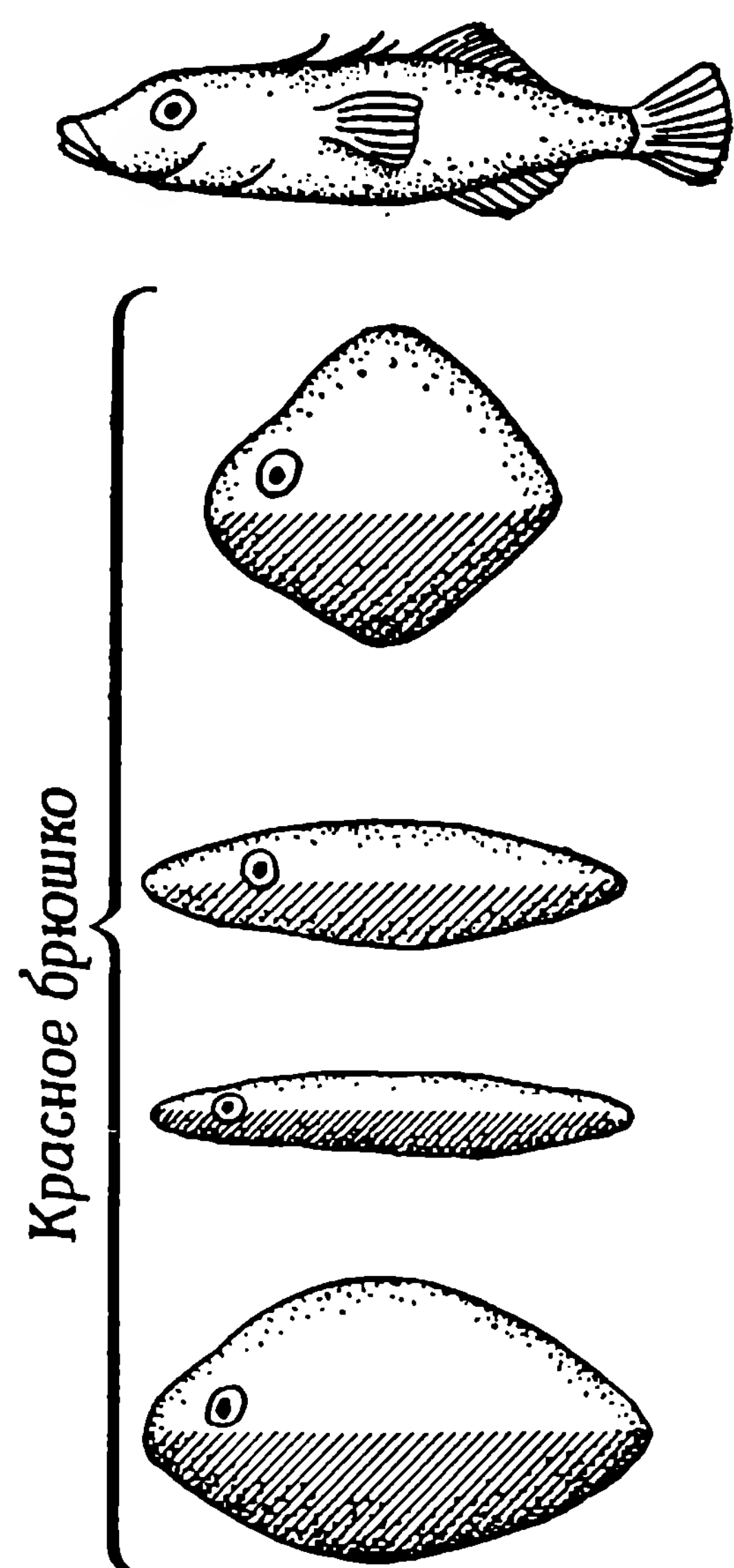


Рис. 492. Ряд моделей, использованных при изучении агрессивной реакции у самцов колюшки.

Грубые макеты, нижняя сторона которых была окрашена в красный цвет, вызвали больше атак, чем более точная одноцветная модель.

тела (характерная для самцов в это время года). Другие морфологические детали несущественны. Стимулом для ухаживания, выражающегося в зигзагообразном «танце», служит раздутое брюшко (рис. 493).

Иногда существенное значение имеют два или несколько признаков, как, например, для

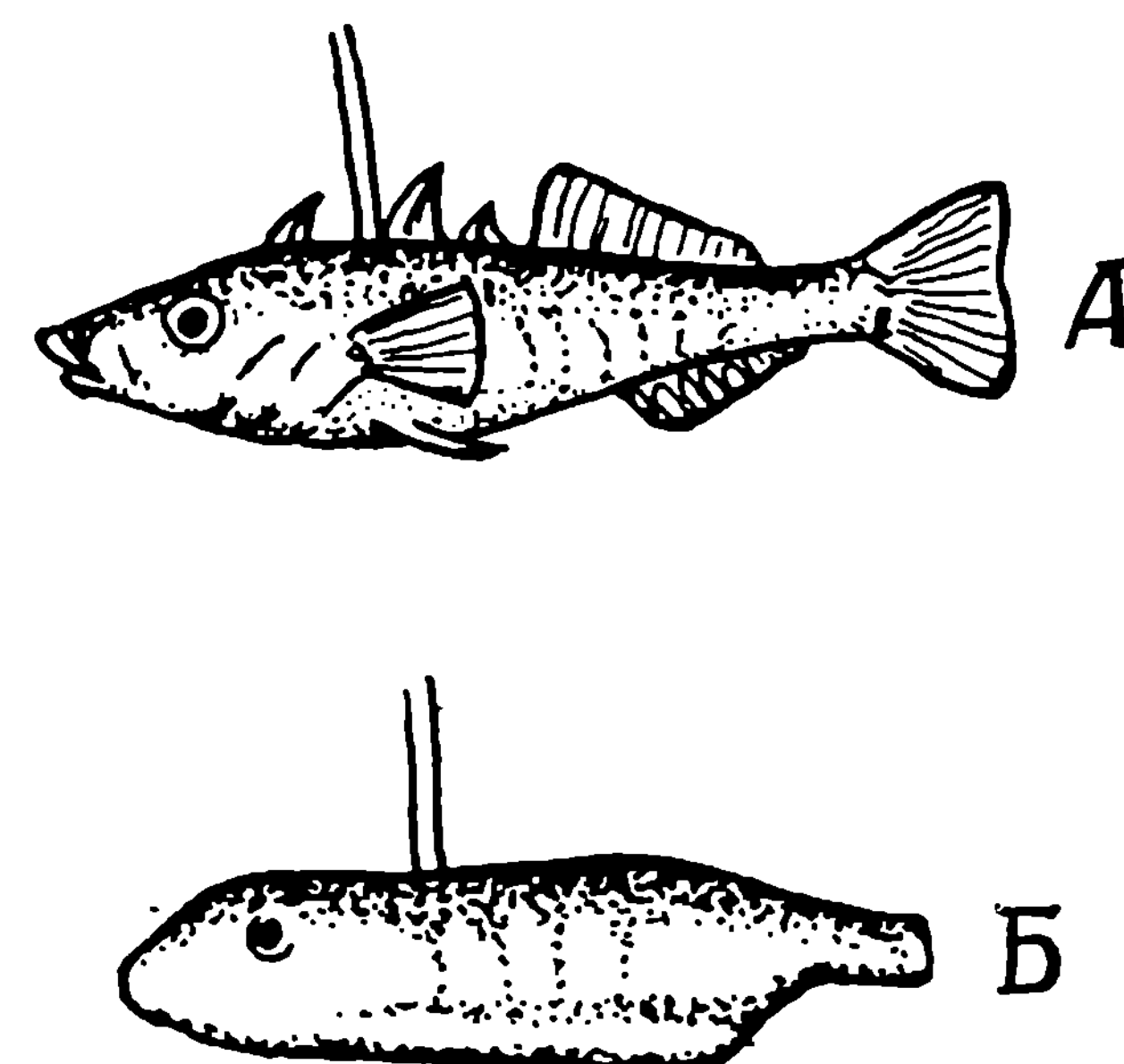


Рис. 493. Две модели, использованные для выявления признаков, служащих стимулами для исполнения «зигзагообразного танца» самцом трехиглой колюшки.

У нижней, более грубой модели сделан раздутый живот, которого нет у верхней модели.

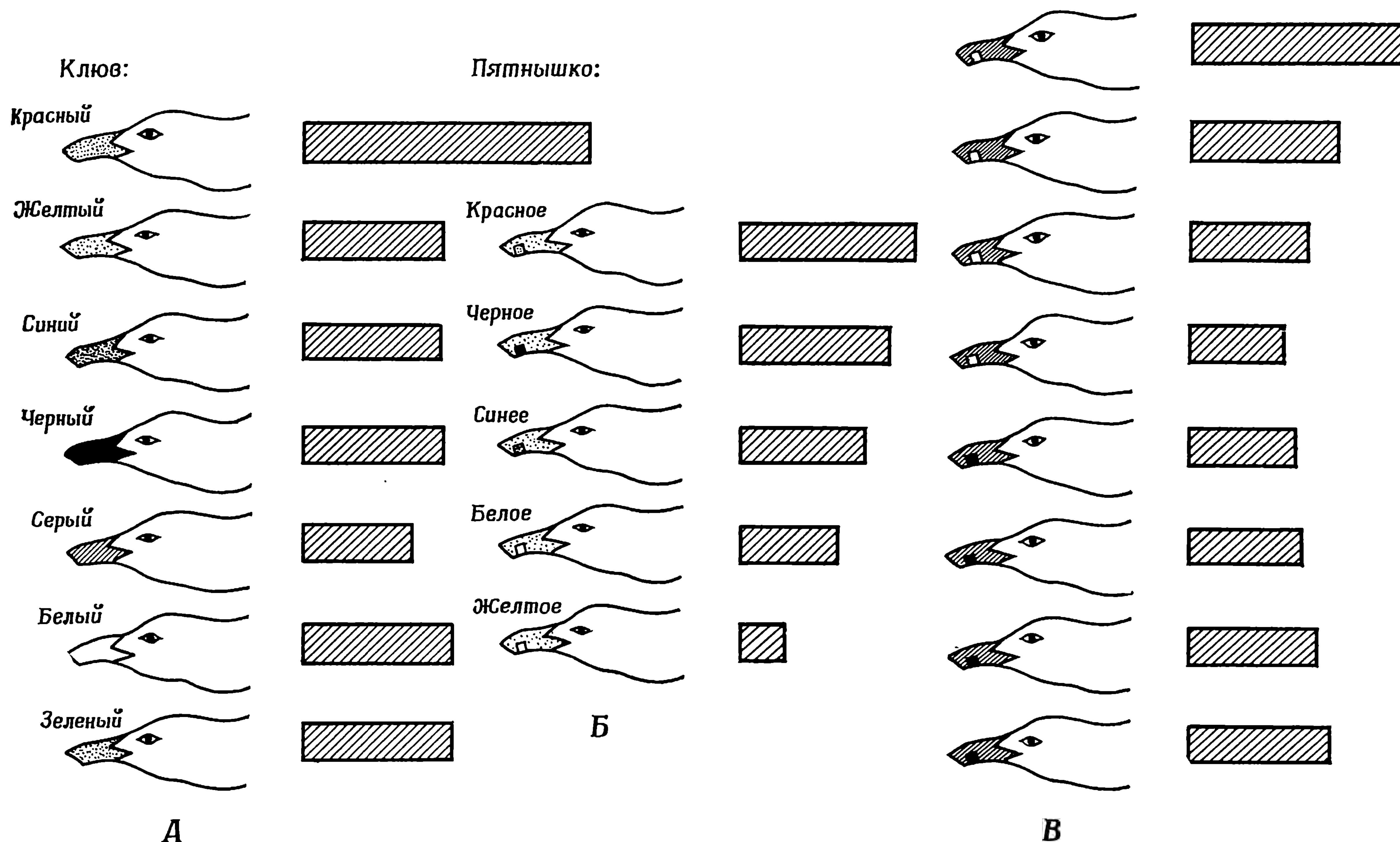


Рис. 494. Три серии моделей для определения стимулов, вызывающих реакцию клевания у птенцов чайки. Длина полосы справа от каждой модели пропорциональна числу ударов клювом. А. Влияние окраски клюва. Б. Влияние цвета пятнышка на клюве (клюв во всех случаях желтый). В. Влияние контраста между цветом клюва (клюв во всех случаях серый) и цветом пятнышка.

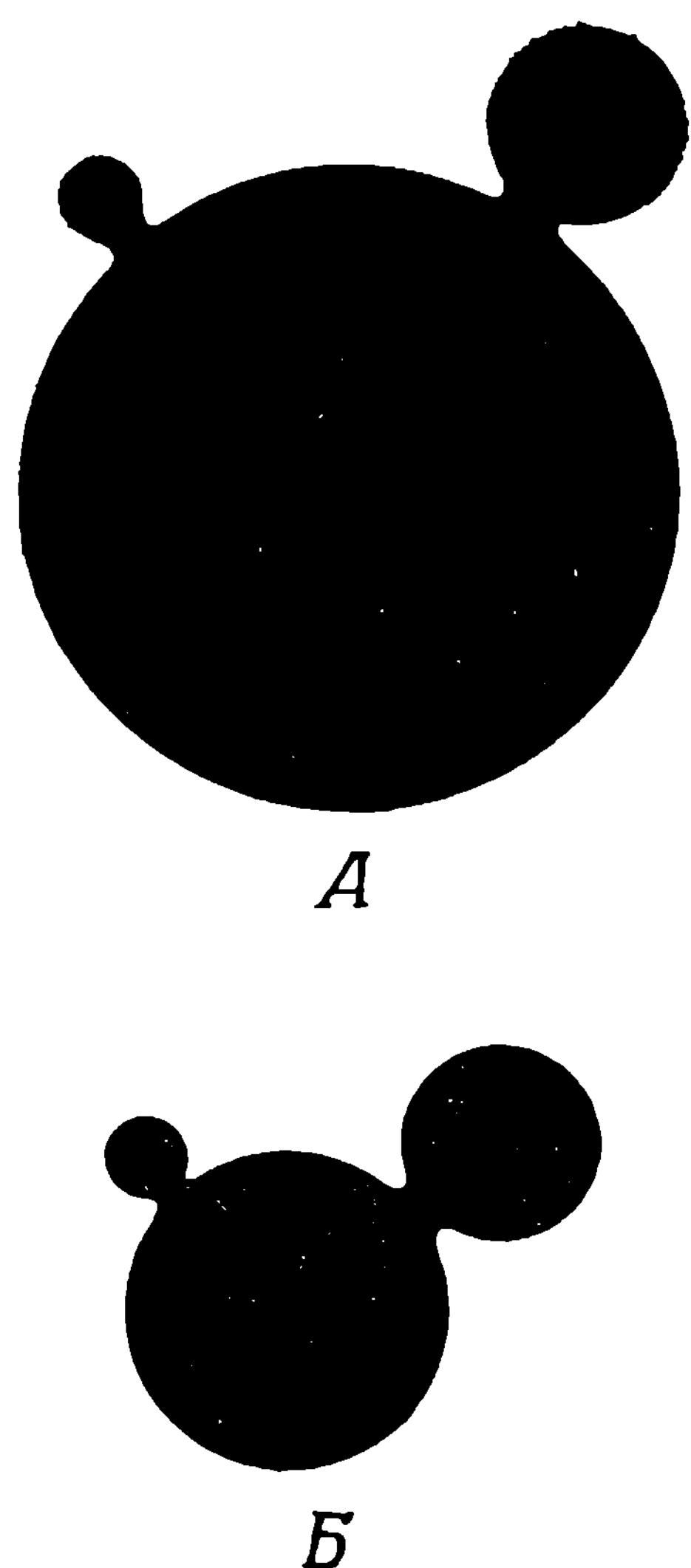


Рис. 495. Картонные модели для изучения реакции открывания рта у птенцов дрозда.

птенцов чайки, когда они просят корм у родителей. Птенец клюет кончик родительского клюва в то место, где имеется красное пятнышко. В ответ на это родитель отрыгивает пищу на землю, подбирает часть ее и дает птенцу. Опыты с предъявлением серии картонных моделей с пятнышками разного цвета показали, что важными «знаковыми» стимулами служат пятнышко красного цвета и тонкий клюв, который движется (рис. 494). Часто имеет значение также соотношение между частями, например для птенцов дрозда. В возрасте 8 дней они реагируют на появление головы родителя над краем гнезда, раскрывая клюв, обращенный в соответствующую сторону. В опытах с предъявлением моделей (рис. 495) птенцы реагировали на большую «голову» в комбинации А и на меньшую — в комбинации В. Интересно, что природа не всегда обеспечивает оптимальный стимул. Утрируя наиболее эффективные особен-

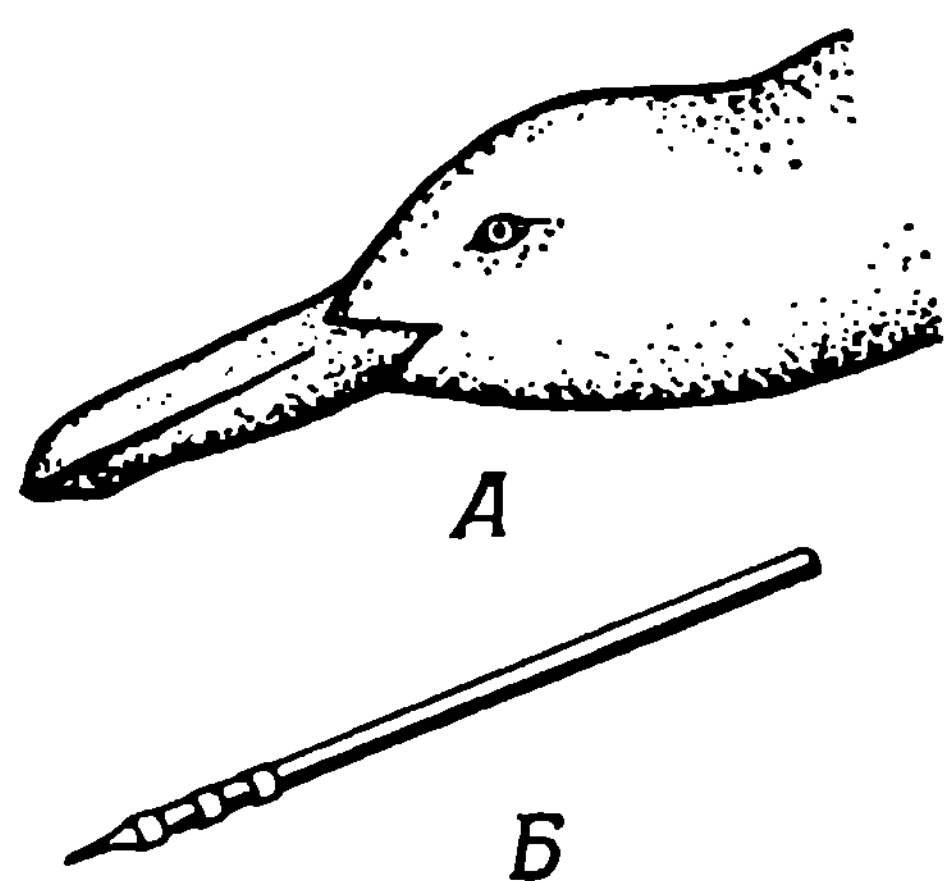


Рис. 496. Точная объемная модель головы серебристой чайки (А) и «сверхоптимальный» стимул-объект, вызывавший у птенцов на 26% больше реакций (В).

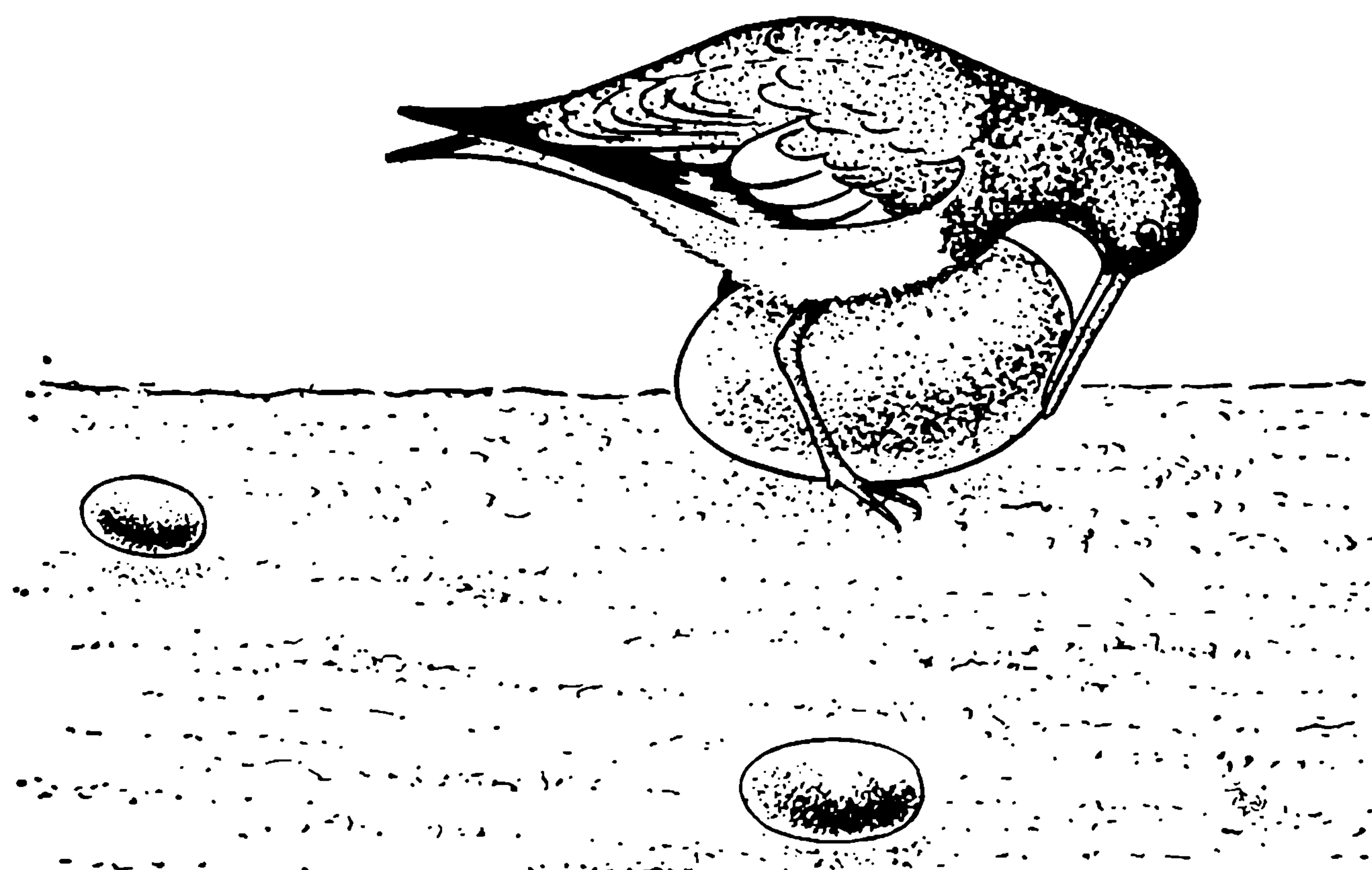


Рис. 497. Кулик-сорока пытается высиживать гигантское яйцо, предпочитая его собственному яйцу (внизу) и яйцу серебристой чайки (слева).

Первоначальное гнездо птицы находилось на равных расстояниях от всех трех яиц.

ности стимула, экспериментатор может конструировать «сверхоптимальные» раздражители (рис. 496 и 497).

324. ИЗМЕНЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ВО ВРЕМЕНИ

До сих пор мы рассматривали поведение так, как если бы оно было постоянным и не изменялось во времени — как будто нервно-мышечная система, однажды сформировавшись, действует всегда однотипно, согласно заложенным в ней программам. Мы знаем, однако, что это не так: животное не машина с жесткими связями между входом и выходом, т. е. раздражителем и реакцией. Хотя простые рефлекторные системы действуют с неизменным единообразием, этого нельзя сказать практически ни о каких других системах. Стимул, вызывающий в какое-то время определенную реакцию, в другое время может оказаться совершенно неэффективным или даже вызывает противоположную реакцию. Совершенно ясно, что организм в каждый данный момент уже не совсем тот, каким он только что был и каким он станет через мгновение. Где-то между раздражителем и реакцией действуют какие-то переменные факторы, и они могут обуславливать быстрые или медленные, долговременные или кратковременные, обратимые или необратимые изменения в формах поведения. К общеизвестным факторам такого рода относятся: *сенсорная адаптация, утомление, центральные состояния возбуждения и торможения, настроение, мотивация, эндогенные ритмы, «биологические часы», созревание,*

прошлый опыт и научение. Некоторые из этих терминов обозначают определенные процессы, другие указывают на характер изменений, отмечаемых в поведении, или относятся к предполагаемым внутренним состояниям животного, третьи связаны с теоретическими концепциями. Для того чтобы ближе подойти к пониманию этих переменных, мы рассмотрим один пример, а затем подробно разберем каждую из них.

Рассмотрим поведение мухи *Phormia regina*, связанное с питанием. Хоботок мухи снабжен множеством чувствительных волосков. С каждым волоском соединены пять биполярных нейронов. Раздражитель действует на дендрит нейрона, а аксон передает сообщение в центральную нервную систему. Один из пяти нейронов — механорецептор, реагирующий на прикосновение к волоску, другой чувствителен к воде, третий — к сахару, а два последних — к соли. Если у мухи, испытывающей голод и жажду, согнуть один волосок, то она в ответ вытягивает хоботок; это начальный этап в цепи действий, связанных с питанием. После многократного раздражения волоска (пища при этом отсутствует) муха перестает реагировать на него. Очевидно, что поведение изменилось, хотя раздражитель остался прежним. Но если теперь прикоснуться к соседнему, не подвергавшемуся стимуляции волоску, то муха снова вытянет хоботок, т. е. ее реактивность восстановится. К такому же результату приводит замена первоначального раздражителя другим: если на первый волосок воздействовать не прикосновением, а водой, то реакция также восстанавливается. Однако через некоторое время и вода перестанет вызывать реакцию; если же заменить ее раствором сахара, хоботок снова будет вытягиваться. Ясно, что в этих случаях угасание реакции обусловлено сенсорной адаптацией, а ее возобновление — стимуляцией нервной системы через другие чувствительные нейроны.

Снижение реактивности у мухи можно вызвать также многократным раздражением всех сенсорных волосков сразу (при этом опять-таки муха не должна получать пищу, чтобы состояние организма не изменялось). В этом случае снижение чувствительности не связано с сенсорной адаптацией, так как при раздражении неадаптированных вкусовых волосков на других частях тела (на лапках) реакция не возобновляется. Очевидно, снижение возбудимости произошло где-то в центральной нервной системе.

Существует много форм поведения, изменяющихся аналогичным образом, но механизм происходящих изменений в большинстве случа-

ев неизвестен. С явлением сенсорной адаптации мы знакомы по собственному опыту. Когда мы входим из залитого солнцем фойе в затемненный зрительный зал, мы сначала ничего не видим и поэтому ни на что не реагируем, а, наоборот, выйдя из темноты на солнечный свет, мы не можем реагировать на зрительные раздражители, пока наши глаза не адаптируются к свету. В некоторых случаях угасание реакции объясняют изменениями во вставочных нейронах. Это относится, например, к рефлексу на прикосновение к спине лягушки. Если слегка дотронуться до спины лягушки, она поднимает заднюю ногу и проводит по этому месту в направлении вверх и вперед. После нескольких прикосновений к одному и тому же месту реакция исчезает, но если затем притронуться к другому месту, она появляется вновь.

Чаще всего мы можем только описать происходящее изменение, но не располагаем никакими данными о его механизме. Если самец паразитической осы *Mormoniella* начинает ухаживать за самкой, а она не реагирует на это надлежащим образом, то его действия быстро прекращаются. Зяблики, завидев сыча, с криками окружают его, но после многократных появлений совы реакция их ослабевает (рис. 498). Мыши-самки обращают на своих детенышей тем меньше внимания, чем больше они находятся вместе с ними. Если к девственной самке один раз в день подсаживать мышат, то

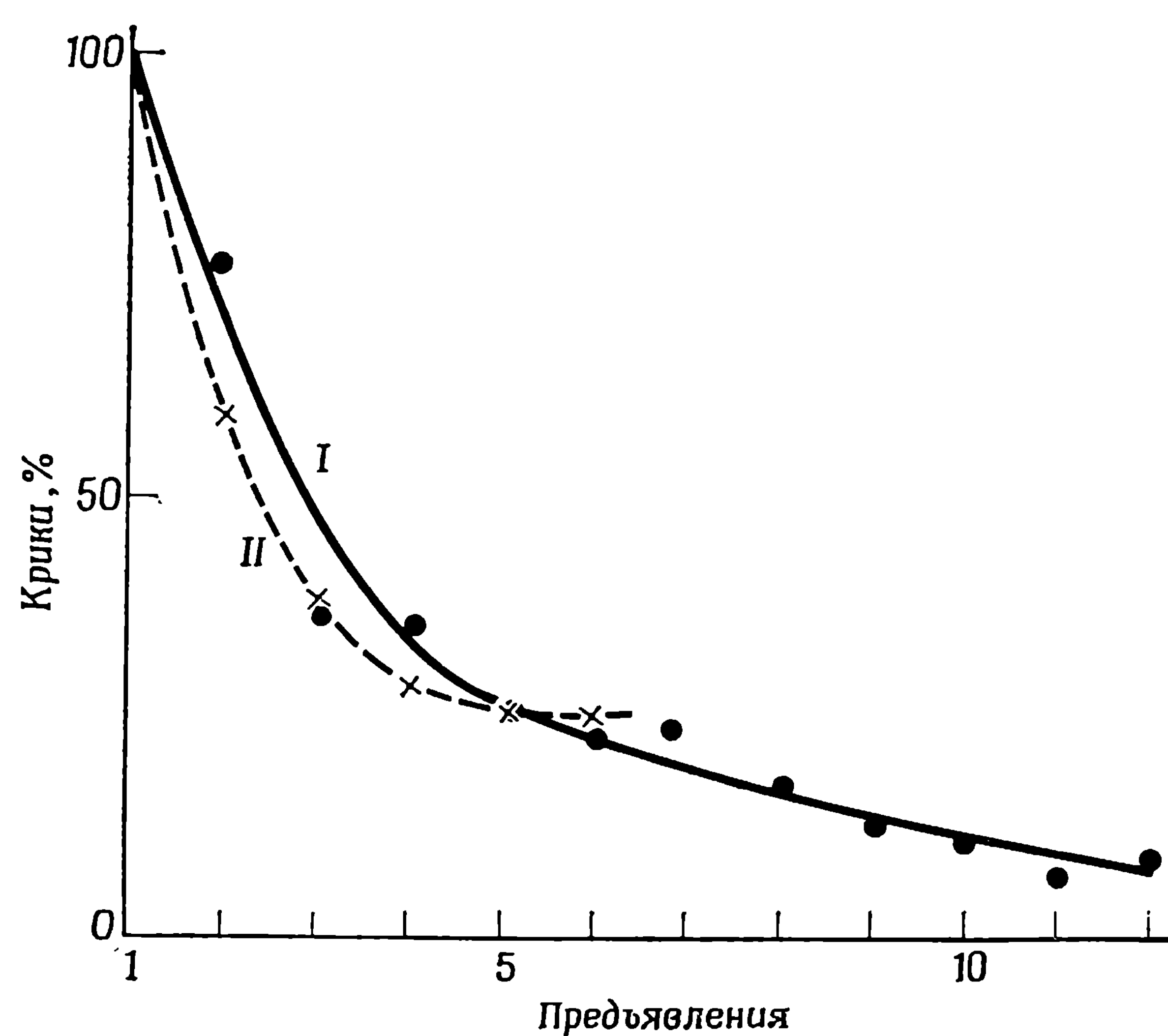
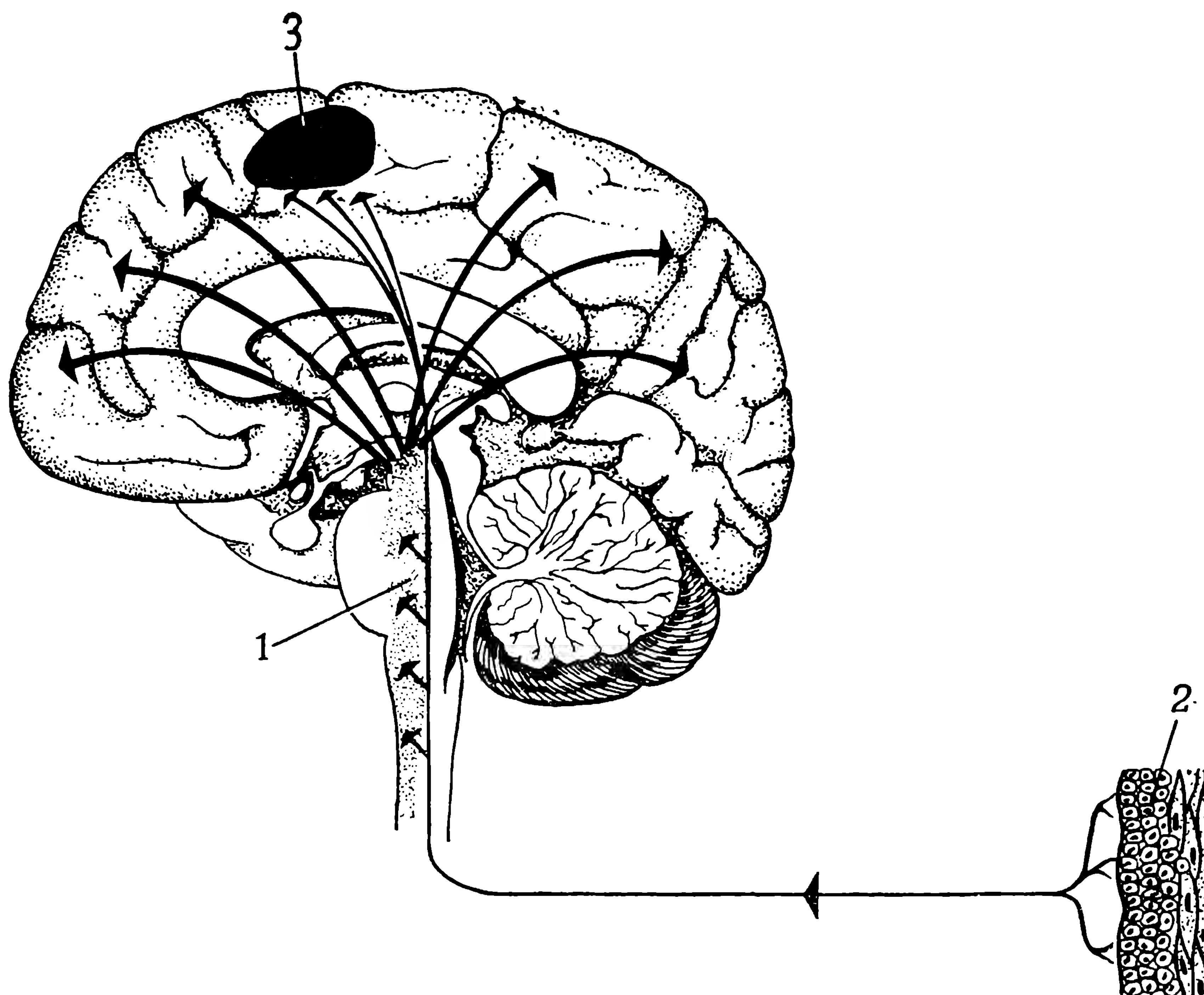


Рис. 498. Угасание реакции зябликов на живого сыча (I), предъявляемого ежедневно в течение 20 мин, и на чучело несычи (II), предъявляемое ежедневно в течение 3 мин.

По оси ординат отложено среднее число криков, издаваемых каждым зябликом, выраженное в процентах от их числа при первом предъявлении.

Рис. 499. Сагиттальный разрез мозга, показывающий расположение ретикулярной формации (1).

Периферические рецепторы (2) соединены с сенсорной областью коры (3) путем, идущим вверх через спинной мозг. От этого пути ответвляются коллатерали в ретикулярную формацию. При прохождении по этому пути сенсорных сигналов ретикулярная формация может «разбудить» весь головной мозг (показано толстыми стрелками).



«материнские» реакции проявляются у нее в большей степени, чем у матери, постоянно находящейся в обществе своих собственных детенышей.

При изменении стимула реакция часто возобновляется, как это было описано выше для мухи. Птенцы воробьиных птиц реагируют на появление темного объекта над краем гнезда или на легкое сотрясение гнезда тем, что вытягивают шеи и широко раскрывают рты. При многократном повторении зрительного стимула эта реакция в конце концов исчезает, но при вибрациях гнезда она возобновляется.

В некоторых случаях многократное воздействие раздражителя может не только привести к угасанию реакции, но и вызвать вместо нее какую-то новую реакцию. Если слегка потереть пальцем кожу около рта новорожденного ребенка, то вначале он будет поворачивать голову в сторону пальца. При дальнейшем повторении стимула эта реакция исчезнет, а при еще большем числе повторений ребенок даже начнет отворачиваться в другую сторону.

Иногда повторное раздражение не снижает, а повышает реактивность животного. В случае реакции хоботка мухи можно показать, что это связано с каким-то изменением в центральной нервной системе. Если на один вкусовой волосок мухи, не испытывающей жажды, воздейст-

вовать водой, то хоботок не вытянется, хотя чувствительный к воде рецептор волоска будет посылать в мозг импульсы. Если затем на другой волосок кратковременно воздействовать сахаром, муха вытянет хоботок. После этого, удалив сахар, снова раздражают первый волосок водой, и на этот раз хоботок вытягивается. Поскольку чувствительность «водного» рецептора не могла измениться в результате раздражения «сахарного» рецептора в другом волоске, ясно, что изменение чувствительности произошло где-то в центральной нервной системе.

Судя по многим косвенным данным, способность центральной нервной системы воспринимать сенсорную информацию изменяется под влиянием предшествующего сенсорного возбуждения. Это измененное состояние называли по-разному — *центральным состоянием возбуждения, реакцией пробуждения или настороженностью*. Степень его варьирует в зависимости от общей интенсивности потока сенсорных импульсов, поступающих в мозг. Органы чувств несут двойную функцию: они передают специфическую информацию и помогают поддерживать общий уровень возбудимости. Общая интенсивность стимуляции, которой подвергается в данное время животное, влияет на его чувствительность к специфическим стимулам. Животные с ограниченным сенсорным входом (например,

ослепленные) спят больше, чем нормальные. С этим согласуются и электрофизиологические данные: у кошки при воздействии яркого света на глаза тиканье часов около уха вызывает в стволе мозга более сильную электрическую реакцию, чем такое же тиканье в темноте.

У позвоночных общее возбуждающее действие сенсорных импульсов, как выяснилось, связано с функцией *восходящей ретикулярной (сетчатой) активирующей системы* — скопления нервных клеток, проходящего через нижние отделы головного мозга к таламусу и имеющего диффузные связи с корой (рис. 499). К этой системе идут боковые ветви (коллатерали) от всех специфических сенсорных путей, которые тоже проходят через ствол мозга. Таким образом, активность любой сенсорной системы оказывает на кору не только местное, специфическое, но и общее, диффузное воздействие. У спящего животного сенсорная стимуляция или электрическое раздражение ретикулярной системы может вызвать пробуждение (рис. 500) и изменение электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Хотя эта система служит для общего «пробуждения» мозга, она в то же время действует избирательно: например, горожанина в деревне будят всевозможные звуки, издаваемые ночью лягушками, сверчками и т. п., при которых сельский житель продолжает

крепко спать. Короче говоря, общая сенсорная стимуляция оказывает активирующее действие на поведение и изменяет состояние головного мозга.

325. МОТИВИРОВАННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Изменения в поведении, которые нельзя объяснить описанными выше факторами, а также ростом, развитием, влиянием гормонов или научением и которые связаны с возникновением той или иной потребности, называют *мотивационными* изменениями. Примерами мотивированного поведения служат действия, вызванные голодом или жаждой, «ухаживание», спаривание, постройка гнезда, защита территории, забота о потомстве. Самая характерная черта мотивированного поведения заключается в том, что оно весьма специфическим образом связано с определенным состоянием организма и определенными раздражителями. Обычно голодное животное не ухаживает за самкой, а животное, находящееся в состоянии полового возбуждения, не станет есть. В типичном случае при наличии мотивации, т. е. под влиянием определенной потребности, начинается так называемое *поисковое* (аппетентное) поведение — поиск необходимого объекта. Это не означает, что животное сознательно «разыскивает» нуж-

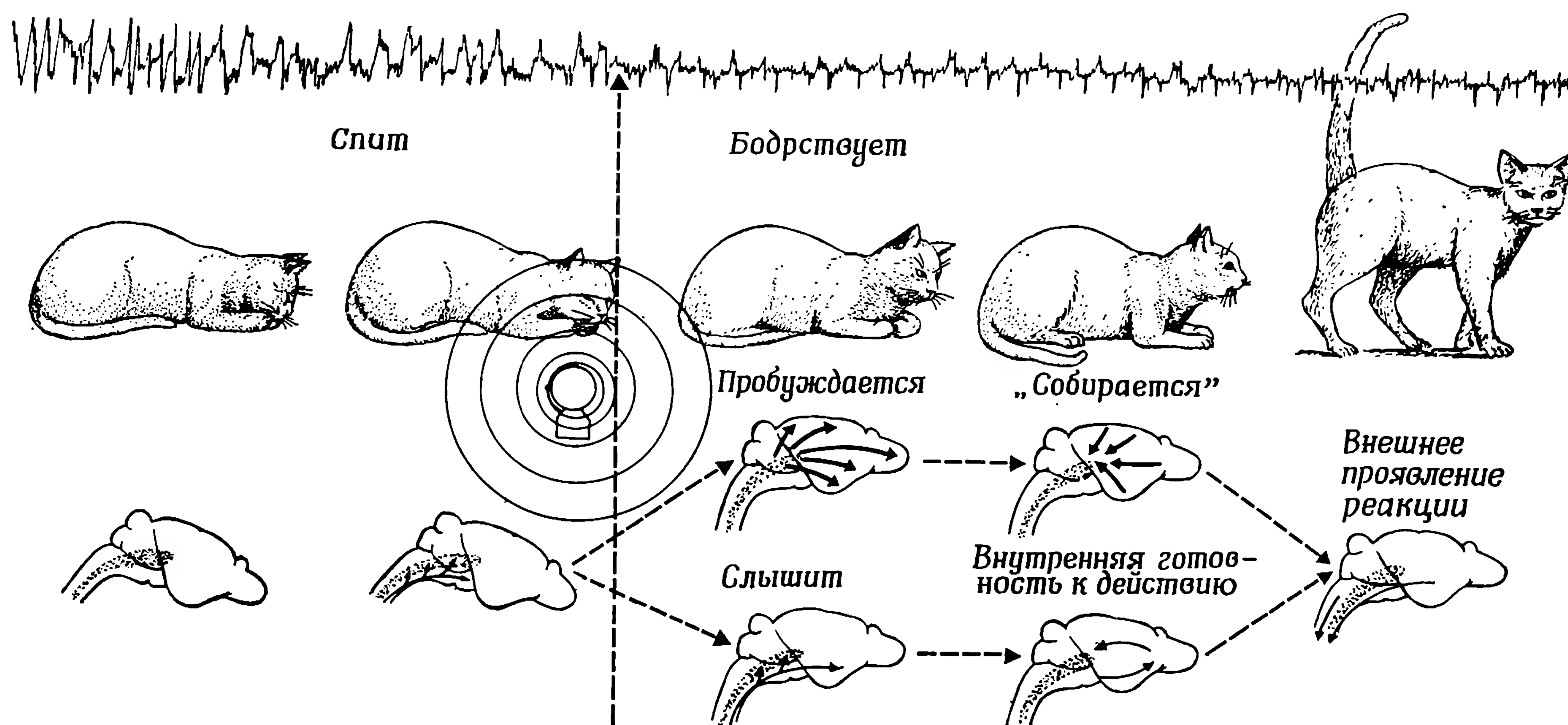


Рис. 500. Пробуждение кошки при звуках колокольчика.

Импульсы от органов слуха (показаны восходящими тонкими черными стрелками) поступают в ретикулярную активирующую систему (РАС) и в слуховую зону коры мозга. РАС вызывает пробуждение коры (толстые черные стрелки), так что кора может теперь «слышать» сигналы, приходящие в слуховую зону. В электроэнцефалограмме (вверху) волны, характерные для сна, сменяются волнами, типичными для бодрствования. После этого РАС интегрирует активность головного мозга, чтобы он мог реагировать как единое целое. В конце концов возникают двигательные импульсы (нисходящие тонкие черные стрелки), регулируемые РАС; кошка вскакивает и убегает. Весь этот процесс занимает считанные секунды.

ный объект и что оно «знает» цель своих действий. Это значит лишь, что существует фаза не направляемого внешними стимулами поведения, которое при обычном ходе событий приводит к встрече с определенным источником дальнейшей стимуляции. Голодная лисица начинает повсюду рыскать. Когда она увидит или почует пищу, поведение ее принимает форму направленных (ориентированных) действий; когда добыча схвачена, следует непосредственное удовлетворение потребности (так называемый *консумматорный акт*), в данном случае — потребности в пище. После еды у лисицы уже не возникает ни поискового, ни консумматорного поведения — даже при наличии соответствующих стимулов.

Степень мотивации можно оценивать по порогу реакции на подходящие стимулы, по уровню общей активности, по количеству работы, которую животное может совершить ради достижения цели, или по силе неприятного раздражения, которое животное готово ради этого перенести.

Лучше всего изучено мотивированное поведение, связанное с питанием; оно и послужит нам материалом, иллюстрирующим особенности мотивированного поведения вообще и связанные с ним теоретические представления. Вернемся сначала к нашему «модельному» объекту — мухе.

Если муха долго не получает пищи, то она становится более активной, чем после насыщения. Порог ее поведенческой реакции на сахар понижается более чем в 1000 раз: она будет реагировать вытягиванием хоботка на 10^{-6} *М* раствор сахарозы, тогда как для сытой мухи пороговая концентрация составляет 1 *М*. Кроме того, чем дольше муха не получала пищи, тем более сильный «неприятный» раздражитель (в виде примеси соли к сахару) нужен для того, чтобы подавить реакцию. Муха перелетает с места на место более или менее случайным образом, пока не уловит запаха пищи; после этого полет ее становится направленным. Когда она садится на пищу, вкусовые волоски на ее лапках подвергаются раздражению и она вытягивает хоботок; это приводит к раздражению вкусовых волосков на хоботке, и муха начинает есть. Примерно через минуту наступает сенсорная адаптация, рецепторы уже не посылают импульсов в центральную нервную систему и кормление заканчивается. Оно не возобновляется даже после восстановления чувствительности органов вкуса и воздействия на них сахара. Наличие пищи в пищеварительном тракте возбуждает рецепторы растяжения в стенке пищевода и в стенках брюшка; сигналы

от этих рецепторов подавляют возбуждающее действие импульсов от органов вкуса, и пищевой раздражитель оказывается неэффективным. *Порог поведенческой реакции* повысился. Повышение реактивности при лишении пищи и снижение реактивности после насыщения вполне согласуются с нашим представлением о мотивированном поведении; все это можно удовлетворительно объяснить конкуренцией между возбуждающей и тормозной системами (рис. 501).

У крыс поведение, связанное с питанием, во многих отношениях сходно с поведением мухи. Чем дольше крыса не получает пищи, тем более беспокойной она становится, тем ниже у нее порог реакции на пищевые раздражители, тем больше пищи она может съесть и тем большую примесь неприятного на вкус вещества (например, хинина) в пище она переносит. После насыщения стимулы, которые раньше были эффективными, перестают действовать. Поисковое поведение прекращается.

Акт поглощения пищи у крысы регулируется сигналами от рецепторов полости рта и глотки, а также обратной связью от внутренних рецепторов, ограничивающей количество съедаемой пищи. Информация от органов вкуса играет важную роль в выборе пищи и, кроме того, способствует прекращению кормления. Крысы с пищеводной фистулой (пищевод перерезан и оба его конца подшиты к коже, так что съеденная пища вновь выходит наружу) перестают есть, когда получают с пищей сахарин — сладкое, хотя и непитательное вещество. Имеют значение и *желудочные* факторы. Крысы с трубкой, ведущей прямо в желудок, в обход рецепторов рта и глотки (рис. 502), научаются получать пищу, нажимая на рычаг, который включает подачу жидкой пищи непосредственно в желудок. Такие животные способны в течение нескольких недель регулировать свое питание и вес своего тела; они могут даже вносить необходимые коррективы, когда им дают разбавленную или концентрированную питательную жидкость. Взаимоотношения между обратными связями от полости рта и от желудка сложны. Это видно из опытов на крысах с пищеводной фистулой, снабженных одновременно желудочной канюлей (что позволяет вводить одно вещество через рот, а другое — прямо в желудок); оказалось, что влияние того или иного вещества, попадающего в рот, изменяется в зависимости от того, какое вещество вводится в желудок.

У крыс и других млекопитающих большое влияние на поведение, связанное с питанием, оказывает *гипоталамус* (рис. 503). Он участ-



Рис. 501. Схема воздействия различных физиологических факторов на возбуждающие и тормозные механизмы гипоталамуса, управляющие мотивированным поведением.

вует также в регуляции потребления воды, полового поведения, эмоциональных реакций, сна, «материнского инстинкта» и поведенче-

ских реакций на изменения температуры. Гипоталамус рассматривают как центр, контролирующий значительную часть мотивированного поведения.

Роль гипоталамуса иллюстрируют опыты, касающиеся потребления пищи. Двустороннее разрушение его вентромедиальных участков приводит к непомерному перееданию — вес тела у крысы может утроиться по сравнению с нормой; следовательно, в этих участках находится *тормозный центр*. После двустороннего разрушения бокового участка гипоталамуса животное перестает есть и погибает от голода даже при наличии неограниченного количества пищи; значит, этот участок служит *возбуждающим центром*. В экспериментах на крысах с вживленными в эти участки электродами (рис. 504) стимуляция боковой области заставляет животное есть даже после нормального насыщения, а раздражение вентромедиальной области тормозит потребление пищи.

Отношение между гипоталамусом и мотивированным поведением превосходно демонстрируют также эксперименты на козах. Если орга-

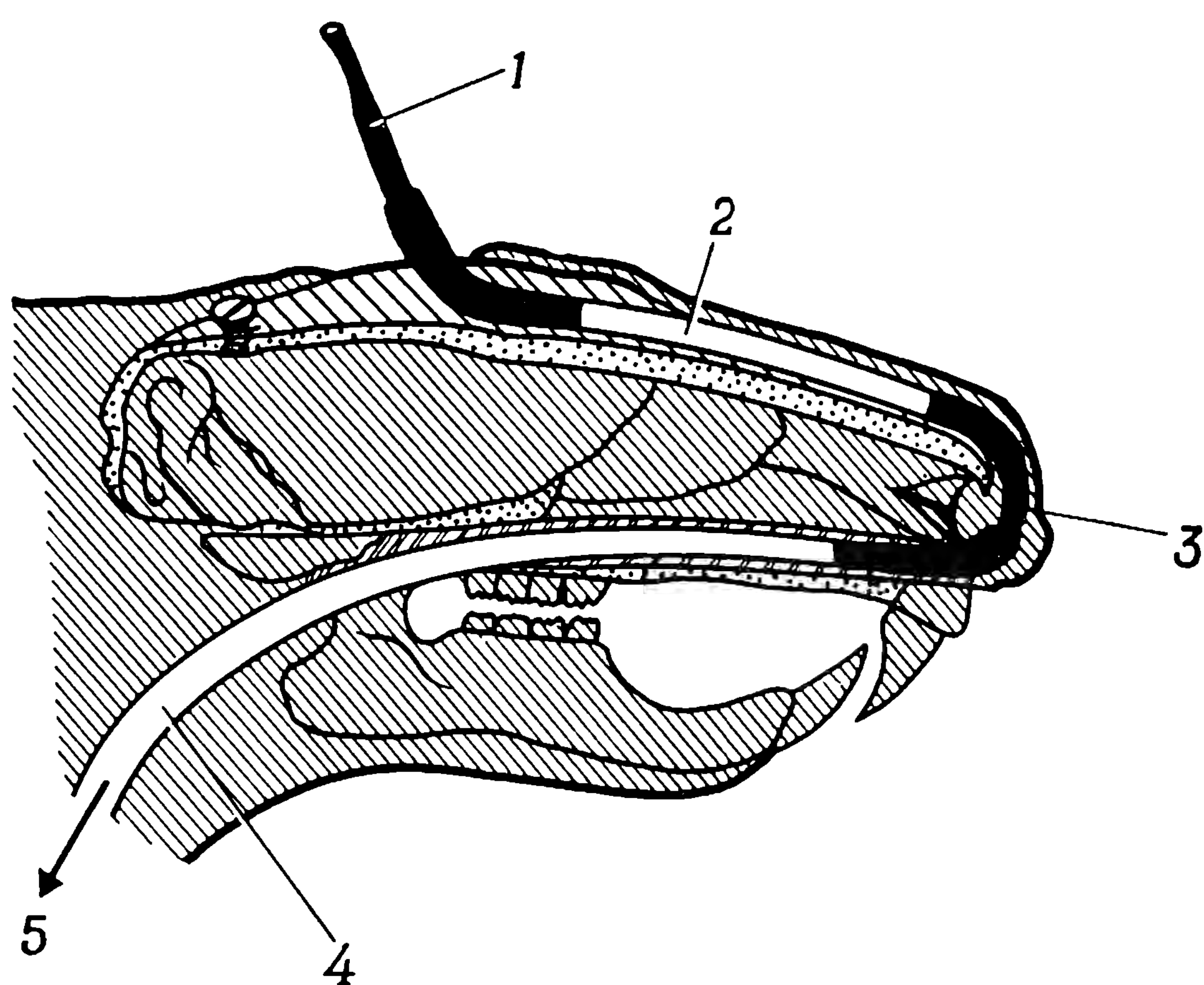


Рис. 502. Трубка, проходящая через нос, по которой можно вводить жидкости в желудок крысы, не раздражая рецепторы ротовой полости и глотки.

1 и 3 — трубки из нержавеющей стали; 2 — трубка из поливинилхлорида; 4 — полиэтиленовая трубка; 5 — к желудку.

Рис. 503. Основные отделы головного мозга позвоночного.

У всех позвоночных мозг в процессе своего развития проходит стадию, сходную с этим схематическим изображением. У взрослых млекопитающих и птиц огромного развития достигают большие полушария и мозжечок; эти отделы, разрастаясь, прикрывают собой все остальные и затемняют первоначальный план строения мозга.

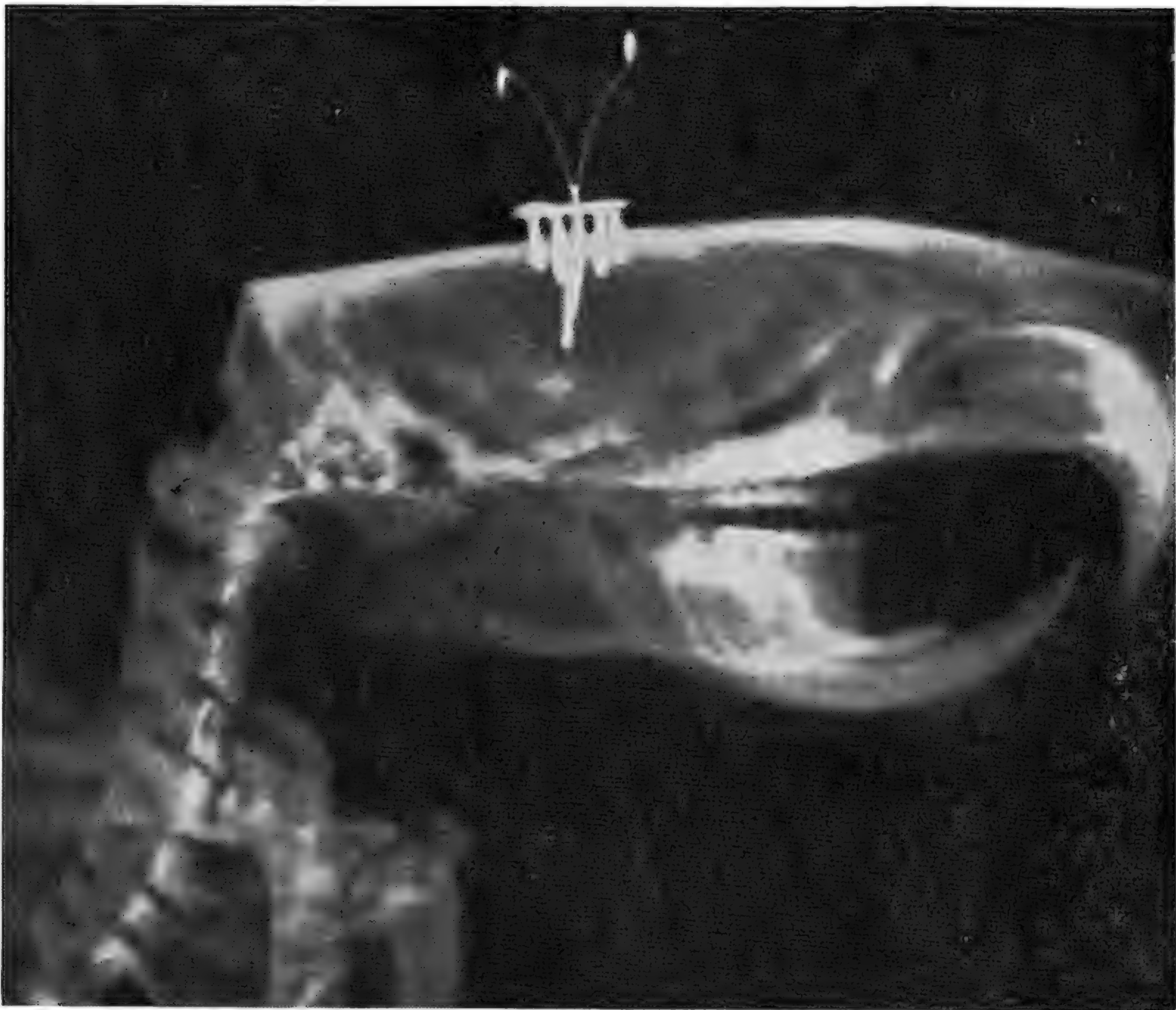
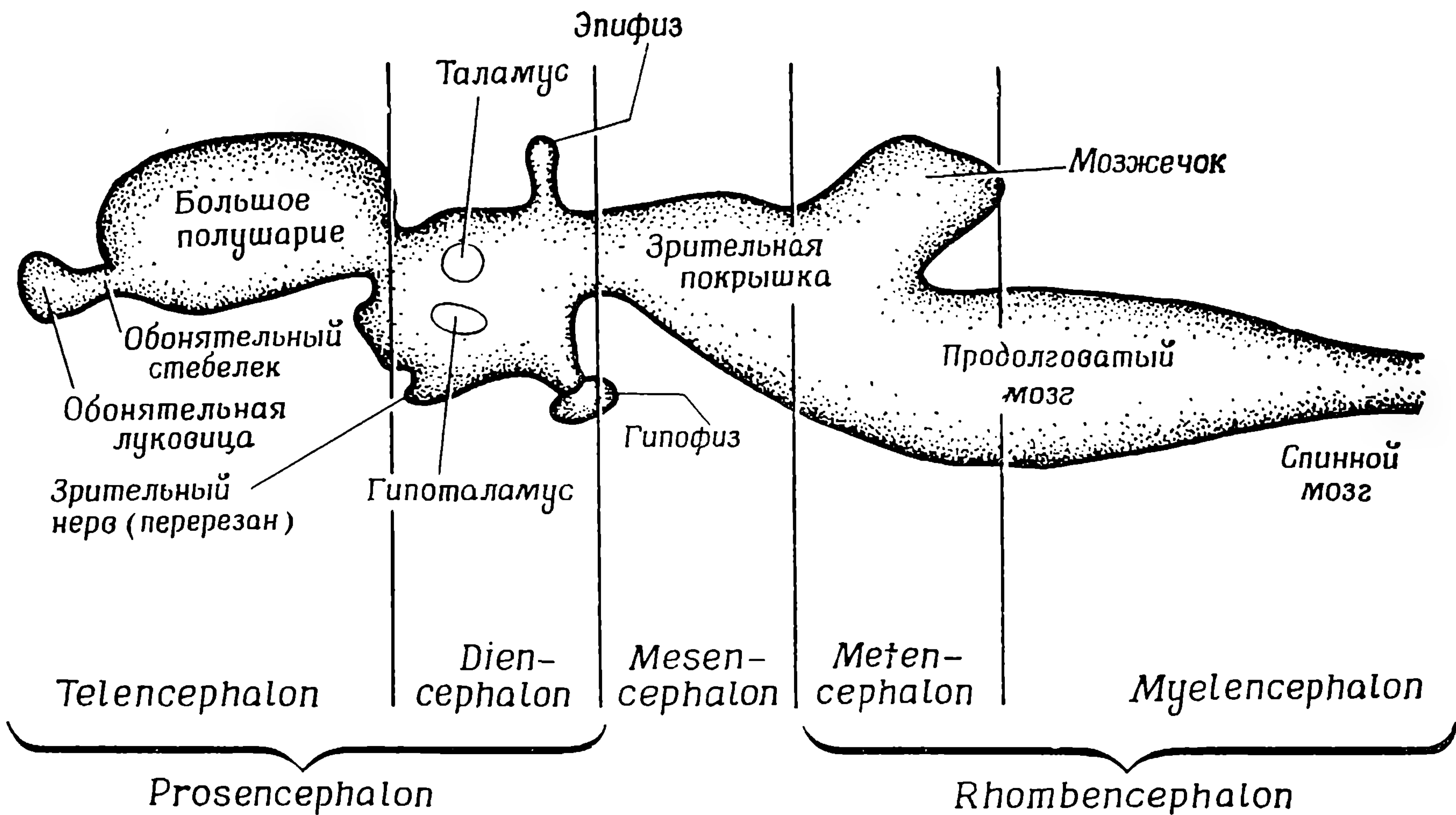


Рис. 504. Рентгенограмма, показывающая расположение вживленных электродов в головном мозгу крысы.

Электроды укреплены на пластмассовой панельке, привинченной к черепу. Их можно использовать для электрического раздражения мозга и для записи возникающих в нем нервных импульсов.

низм козы испытывает потребность в воде, недостаток воды в крови стимулирует особые клетки в боковом участке гипоталамуса. Сигналы от этих клеток действуют таким образом, что гипофиз начинает выделять в кровь *антидиуретический гормон*, а этот гормон заставляет почки всасывать обратно больше воды. Одновременно с этим животное начинает искать воду и пьет. Если прямо в специфический участок гипоталамуса с помощью тонкой иглы впрыснуть ничтожное количество гипертонического раствора соли, коза начнет пить и выпьет огромное количество воды, хотя она перед тем утолила жажду и организм ее не нуждается в воде. Даже если испортить вкус воды, добавив к ней соли или хинина, коза будет с жадностью поглощать ее. У коз в таких опытах наблюдаются все обычные проявления поисковой и консумматорной фаз в поведении.

Помимо прочих данных, о важной роли гипоталамуса в мотивации поведения свидетельствуют эксперименты с самораздражением, проведенные на крысах. Если крысе вживить электрод в определенный участок гипоталамуса (или некоторых других структур мозга, например *septum* или *tegmentum*) и включить этот электрод в цепь таким образом, чтобы животное могло, нажимая на рычаг, производить электрическое раздражение собственного мозга, то оно будет делать это непрерывно. Для того чтобы подойти к рычагу, крыса будет даже пробегать по сетке, находящейся под током. Это необычайно яркий пример мотивированного поведения.

На гипоталамус могут влиять сенсорные сигналы с периферии и изменения внутренней среды организма. Показано, например, что раздражение наружных половых органов вызывает повышенную электрическую активность только в той области гипоталамуса, при разрушении которой утрачивается способность к половому возбуждению. Что касается внутренней среды, то мы уже упоминали о результатах инъекции ничтожных количеств гипертонического солевого раствора. Впрыскивание половых гормонов в другие участки побуждает животное к спариванию. Есть также участки, обогревание которых с помощью вживленных проволочек вызывает у животного потоотделение и резкое учащение дыхания, тогда как охлаждение этих участков вызывает дрожь.

Гипоталамус не единственная часть головного мозга, влияющая на мотивированное поведение. В связи с самораздражением мы уже упоминали о *septum* и *tegmentum*. Имеет также значение и кора больших полушарий, особенно в отношении эмоционального поведения.

Новая кора (*неокортекс*), вероятно, играет важную роль в пробуждении агрессивности, так как кошки после ее разрушения ведут себя чрезвычайно миролюбиво; напротив, после разрушения старой коры (*палеокортекса*) они становятся невероятно свирепыми.

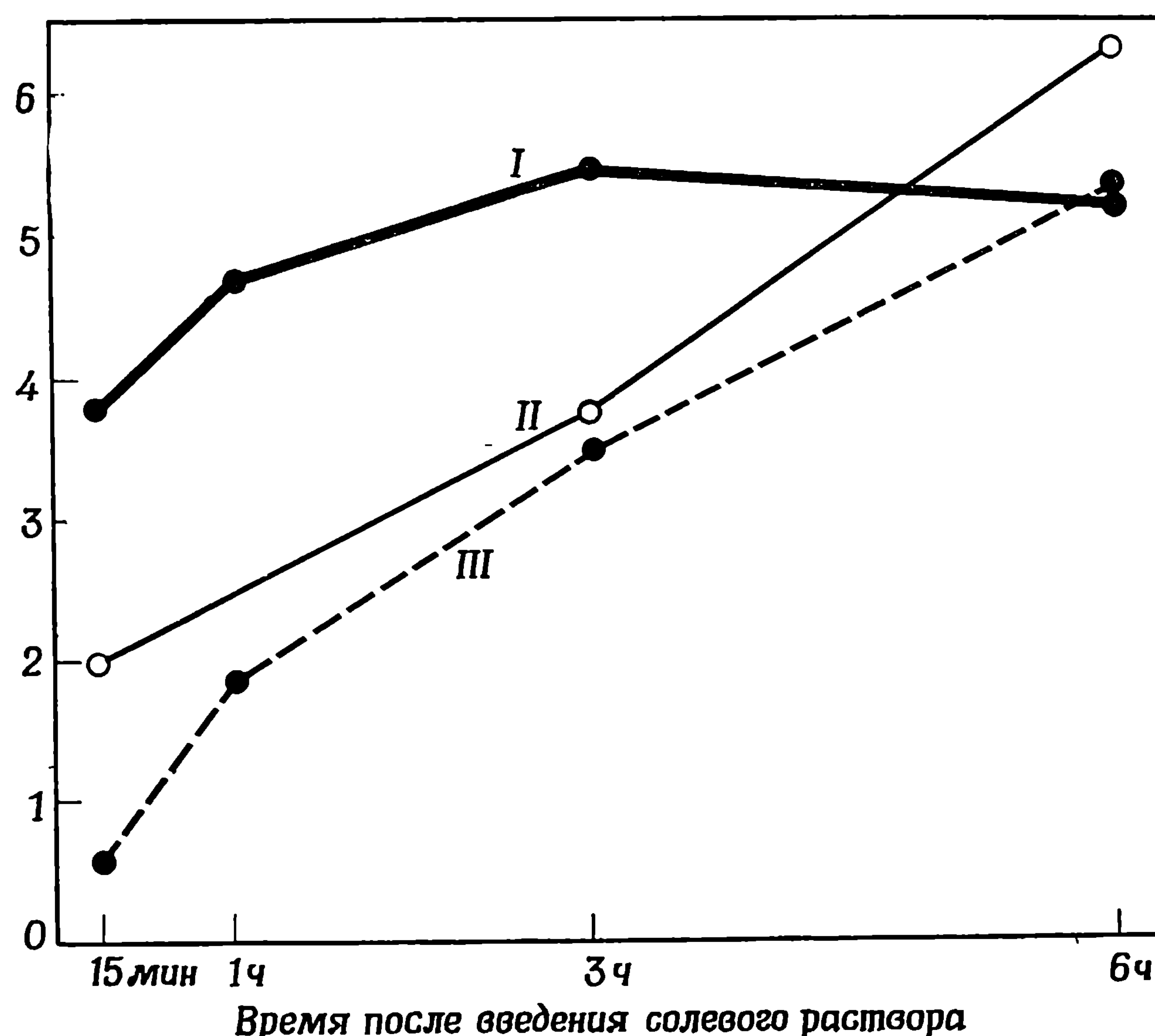


Рис. 505. Изменение трех различных показателей, характеризующих степень жажды, после прямого введения в желудок крысы 3 мл концентрированного раствора соли.

Перед опытом потребность в воде была полностью удовлетворена. На оси ординат — произвольные единицы, в которых представлены разности, между соответствующими показателями для контрольных и подопытных животных. I — потребление воды; II — переносимая концентрация хинина; III — число нажатий на рычаг.

В экспериментальных исследованиях использовались многие количественные показатели мотивации. Мы уже говорили о таких показателях пищевой мотивации, как уровень общей активности, порог реакции, количество съедаемой пищи и допустимое количество неприятных примесей. Для позвоночных можно еще добавить силу электрического удара, который животное готово вынести, пробегая по сетке, чтобы добраться до корма, и работу, которую оно может ради этого совершить (например, число нажатий на рычаг). Не все эти показатели одинаково изменяются во времени, и еще неизвестно, действительно ли они относятся к одному и тому же явлению (рис. 505); поэтому не следует ограничиваться использованием лишь одного из них. Кроме того, для количественной оценки разных видов мотивации нужны различные показатели; это видно, например, из анализа поведения колюшки, связанного с нерестом.

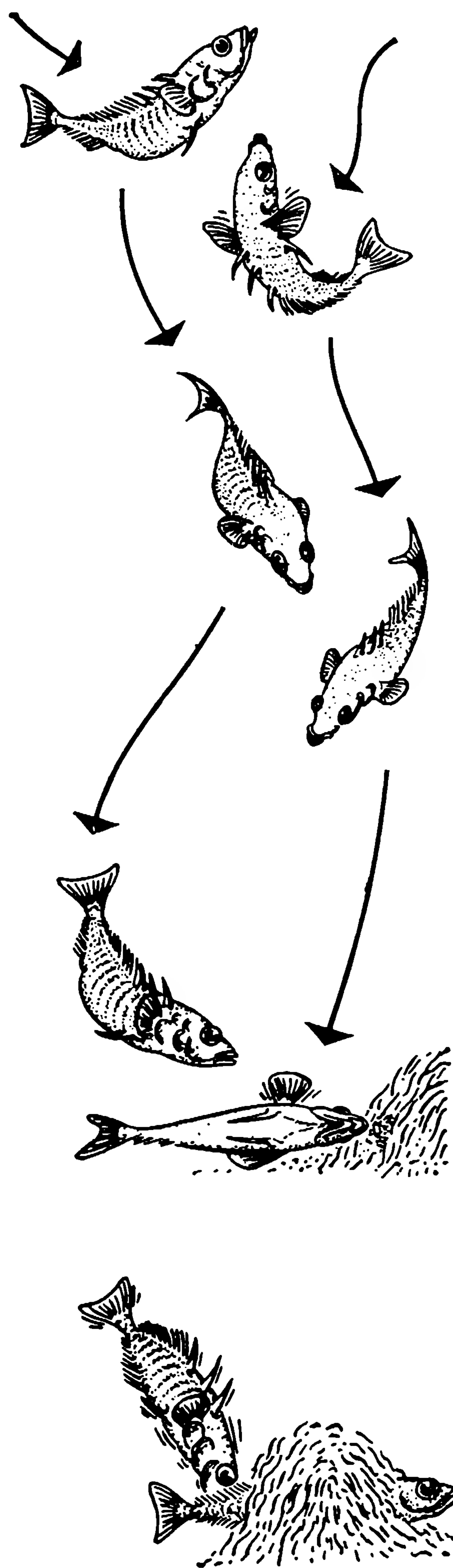


Рис. 506. Схема последовательных этапов полового поведения трехиглой колюшки.

Самка с раздутым животом (вверху слева) приплывает, приняв особую позу, на территорию самца. Самец начинает «ухаживание», и когда самка отвечает на это, он ведет ее к гнезду. Если она следует за ним, он принимает специальную позу у входа в гнездо. Когда самка входит в гнездо (внизу), «трепетание» самца приводит к тому, что она выпускает икру. После этого в гнездо входит самец и оплодотворяет икру (не показано).

Размножение у колюшки сопровождается сложной последовательностью поведенческих реакций (рис. 506). Самец, прибыв к месту нереста и «застолбив» свою территорию, строит гнездо и начинает ухаживать за каждой зашедшей на эту территорию самкой, у которой живот набит икрой. Он исполняет «зигзагообразный танец», самка следует за ним, и он ведет ее к гнезду; здесь он становится так, что голова его указывает на вход в гнездо, и это побуждает самку войти в гнездо. Затем самка вызывает у самца реакцию «трепета», которая в свою очередь служит стимулом, заставляющим самку выметать икру. Самец осеменяет

икру, и раздражение, получаемое им от икры, служит сигналом для окончания нерестового поведения. Теперь к самцу возвращается его агрессивность. Склонность самца к поведению того и другого типа — половому и агрессивному — поддается количественной оценке. Для этого самцу на его территории показывают другую рыбу, заключенную в стеклянную пробирку. Если это потенциальный соперник — самец в брачном наряде, то хозяин территории пытается кусать его. Если же это сексуально-реактивная самка, то он исполняет зигзагообразный танец. Подсчет укусов или зигзагов позволяет оценивать силу этих двух тенденций (рис. 507).

Степень мотивации зависит от изменений в центральной нервной системе, вызываемых такими факторами, как гормоны, химический состав крови или ее температура. Специфические внешние раздражители могут влиять на мотивированное поведение или служить для него пусковыми сигналами. Такое поведение является ответом на то или иное нарушение *гомеостаза*. После восстановления нарушенного равновесия по сенсорной обратной связи поступает сигнал о том, что возникшая потребность удовлетворена.

326. ЦИКЛИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Существуют и другие резко выраженные изменения в поведении, чаще всего циклические, внутренние механизмы которых остаются неясными. У большинства животных наблюдаются *суточные* (циркадные), *месячные* или *сезонные* изменения; эти циклы связаны с определенными изменениями в окружающей среде, но, однажды установившись, они могут продолжаться в течение длительного времени даже при отсутствии внешних ориентиров. Суточные ритмы общеизвестны: одни животные ведут *ночной* образ жизни, другие — *дневной*, а некоторые — *сумеречный*. Даже паразитам, живущим внутри тела хозяина, свойственны устойчивые ритмы. Одна из африканских нематод, вызывающая у человека слоновость, днем находится в кровеносных сосудах глуболежащих тканей, а к ночи мигрирует в периферические сосуды. Это поведение хорошо синхронизировано с поведением ведущего ночной образ жизни комара, который служит промежуточным хозяином нематоды и передает ее от одного человека другому. Сходная паразитическая нематода *Loa loa*, поражающая местное население тихоокеанских островов, ночью находится в глубоких тканях, а днем переходит в периферические сосуды; ее переносчиком служит муха, активная в дневное время.

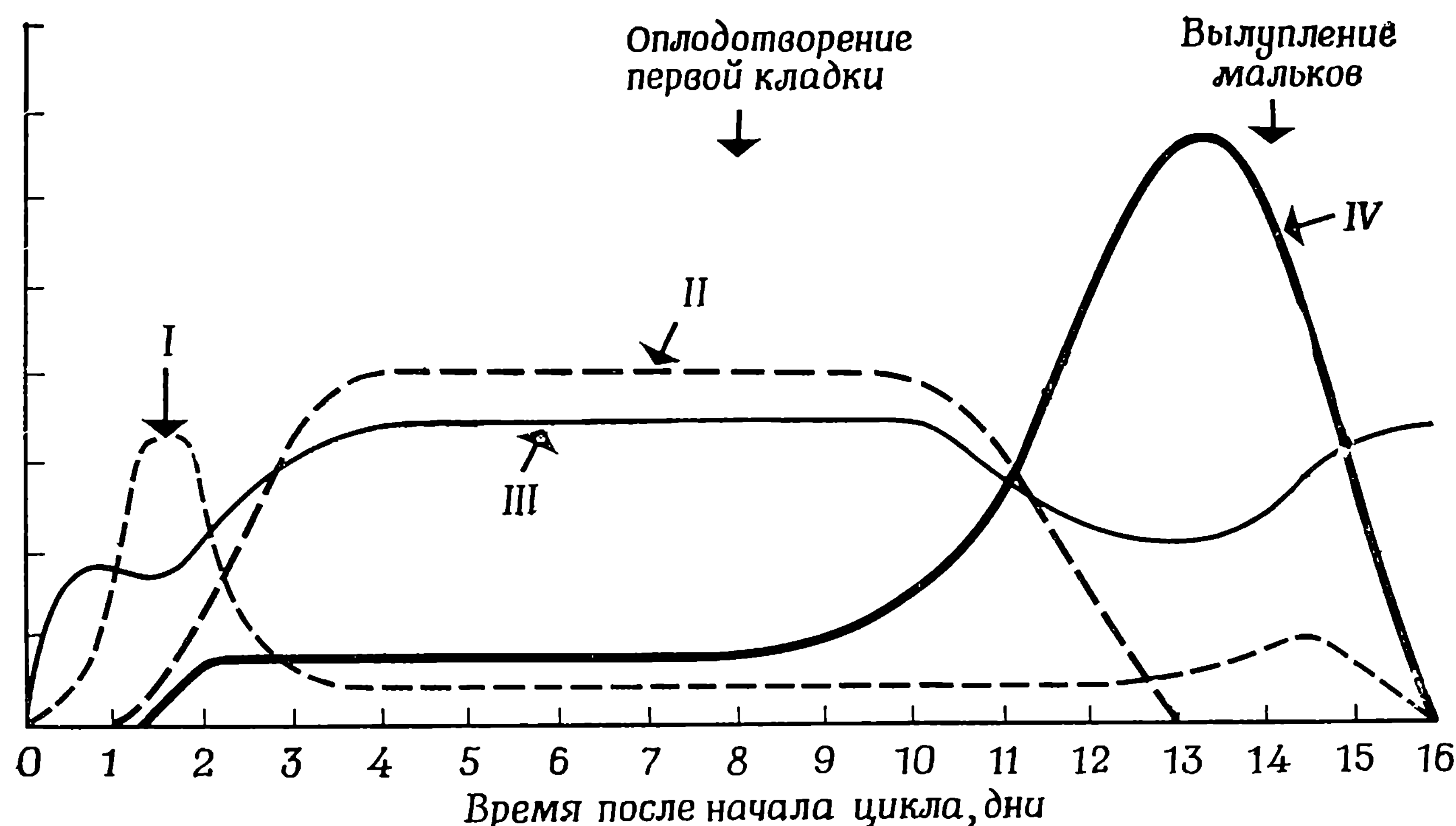


Рис. 507. Преобладание различных форм поведения у самца колюшки в разные периоды цикла размножения.

I — постройка гнезда; II — половое поведение; III — агрессивное поведение; IV — «вентиляция» гнезда.

У некоторых животных наблюдаются двух-месячные или месячные *лунные* циклы. Они могут протекать с удивительной точностью. Один из многощетинковых червей, обитающих в Атлантическом океане, ежегодно на протяжении 3—4 летних месяцев образует скопления в близповерхностных водах вокруг Бермудских островов в каждое полнолуние, в течение 55 мин. после захода солнца. Тихоокеанский червь палоло скапливается и размножается на рассвете в третью четверть лунного цикла в октябре и ноябре. *Leuresthes tenuis*, небольшая пелагическая рыба, обитающая у тихоокеанского побережья США, нерестится с апреля по июнь, в 3—4-дневные периоды сизигийных приливов. Когда прилив достигает наивысшей точки, рыбы, извиваясь, выползают на берег, выбрасывают икру и молоки в песок, а затем устремляются обратно в воду (рис. 508). Через 15 дней, когда прилив снова достигает того же уровня, здесь оказываются только что вышедшие из икры мальки, готовые отправиться в море.

Еще одним примером лунного цикла служит *менструальный цикл* у человека и человекообразных обезьян. Другим животным свойственны иные циклы размножения. У собак течка наступает обычно дважды в год. У коров, кур, кроликов и лабораторных грызунов эструс и овуляция повторяются многократно на протяжении всего года. Многие животные размножаются весной (большинство рыб, птиц и млекопитающих), некоторые — осенью (например, олени и овцы).

Хотя какой-нибудь внешний фактор может

определять ход «биологических часов», для многих поведенческих ритмов такой фактор не может определять скорость цикла. Все эти ритмы имеют эндогенную природу. Если животных поместить в среду с постоянными условиями, периодические изменения будут продолжаться в прежнем ритме. Крабы, обычно активные во время отлива, и в условиях аквариума сохраняют периодичность поведения, совпадающую во времени с периодами отливов в их прежнем местообитании. Они ведут себя так, как если бы у них в организме имелся график приливов и отливов для этой местности. У тех животных, которые обычно активны в дневное время, соответствующая периодичность сохраняется и тогда, когда их содержат при постоянном освещении или в постоянной темноте.

Очевидно, «настройка» этих эндогенных ритмов в соответствии с местными условиями среды имеет первостепенное адаптивное значение. Хотя циклы фиксированы и при постоянных внешних условиях продолжают, в случае необходимости они могут быть сдвинуты. Если животных, которые обычно размножаются весной, перевести из одного полушария Земли в другое, их циклы размножения в конце концов сдвинутся так, чтобы время размножения и на новом месте приходилось на весну. Короче говоря, все циклы «привязываются» к местному времени.

327. СОЗРЕВАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ПОВЕДЕНИЯ

Рассмотренные до сих пор изменения поведения были относительно кратковременными.

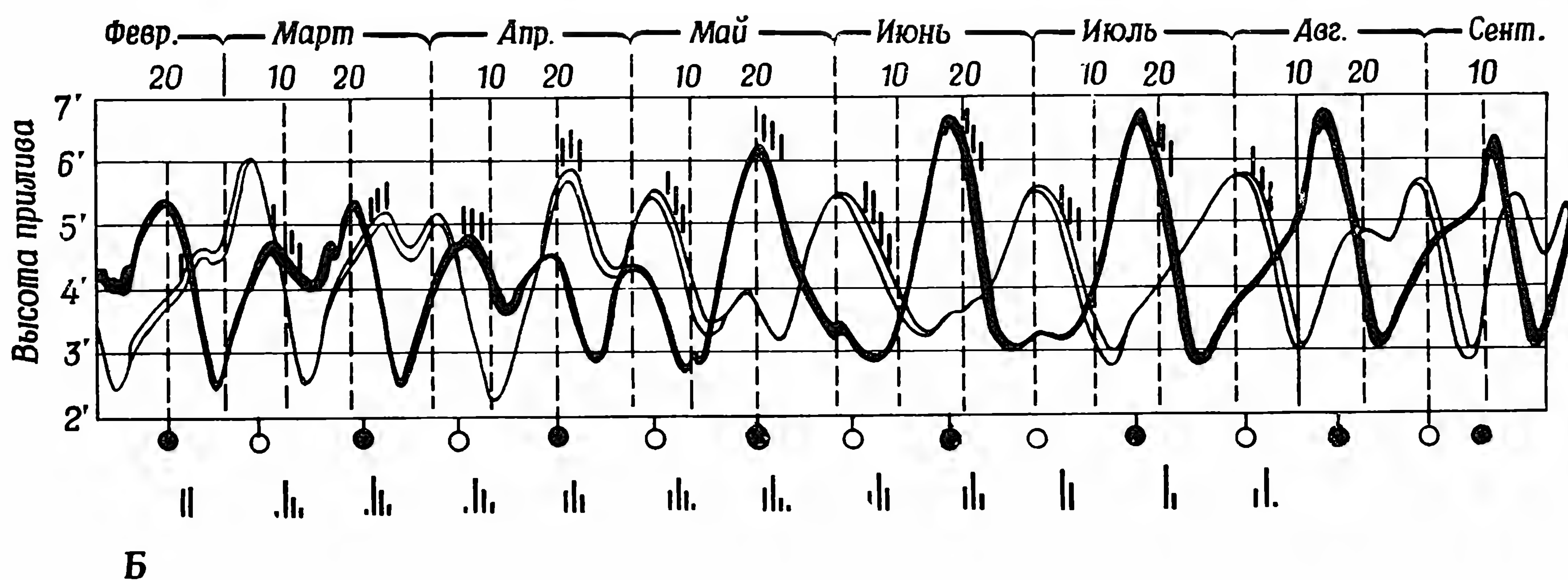


Рис. 508. Периодичность, связанная с лунным циклом и циклом приливов и отливов.

А. Нерест рыбы *Leuresthes tenuis* на южном побережье Калифорнии (фотография, сделанная со вспышкой). Рыбы, извиваясь, выползают на берег во время наиболее высоких (почных) приливов в фазы полнолуния и новолуния. Оказавшись на влажном берегу в промежутке между набегающими волнами, самки зарываются в песок хвостом вперед (на фотографии видны самки, у которых одна только голова торчит из песка). В этом положении самка мечет икру, а самец, обвившись вокруг нее, выпускает сперму, которая стекает на икру по бокам тела самки. Как самец, так и самка возвращаются в море со следующей волной, которая их накрывает. Нерест всей популяции *L. tenuis* синхронизирован, так как в каждом лунном цикле он приурочен к двум периодам наиболее высоких приливов. Кроме того, хотя в каждые сутки бывает по два прилива, рыба проявляет активность только во время ночного прилива. Из икры, зарытой в песок, мальки выводятся как раз в такое время, чтобы уйти в море со следующими очень высокими приливами — примерно через две недели. Б. График временных отношений между нерестом *L. tenuis* и приливными и лунными циклами в районе Ла-Холья (Калифорния). Высшие точки приливов, разделенных промежутком времени около 24 ч, соединены плавными линиями. Так как в каждые сутки бывает по два прилива, то получаются две серии кривых; участки кривых, соответствующие ночным приливам, утолщены. Периоды активности *L. tenuis* отмечены вертикальными черточками над кривыми. Фазы луны указаны внизу (черные кружки — новолуние, белые кружки — полнолуние). Столбики под графиком показывают относительную интенсивность нереста в отдельные ночи в периоды высоких приливов.

Изменения, связанные с процессами созревания организма, развиваются более медленно и обычно необратимы. Поведение маленького ребенка отличается от поведения подростка, а последнее в свою очередь отличается от поведения взрослого. Квалифицированный рабочий, выполняя определенную работу, ведет себя совершенно не так, как новичок. Четкие границы в этой области провести трудно, однако

нет сомнений, что одни изменения в поведении обусловлены процессами созревания, а другие — прошлым опытом. Некоторые процессы созревания определенно связаны с развитием нервной системы. Рассмотрим, например, рефлекс Бабинского, наблюдаемый у человека и шимпанзе. Если провести рукой по подошве ноги нормального взрослого человека, то это вызовет сгибание пальцев ноги. У ребенка в возрасте до

8—9 месяцев подобное же раздражение приводит к *разгибанию* большого пальца (рефлекс Бабинского). Это различие в реакции связано с созреванием нервной системы, в частности с образованием миелиновых оболочек у волокон *пирамидного тракта*. У грудных детей эти оболочки еще не образовались. Другим примером служит рефлекс Моро. Если ребенка в возрасте до 3 месяцев положить спиной на подушку и внезапно ударить по подушке, то он раскинет руки в стороны и растопырит пальцы так, как будто хочет обхватить что-то. Этот рефлекс связан с *вестибулярной реакцией*, вызываемой сотрясением головы; у трехмесячного ребенка он исчезает, что обусловлено созреванием его нервной системы.

Эти рефлексy удавалось наблюдать даже у плода; они сохраняются до созревания определенных нервных структур, а затем ребенок научается контролировать свои движения и положение частей тела. У взрослого человека при патологических состояниях, сопровождающихся утратой функции высших тормозных центров, эти рефлексy могут появиться вновь.

Еще более яркие примеры изменений, связанных с развитием нервной системы, мы находим у насекомых. Гусеница ведет себя так, как это свойственно гусенице, но когда в процессе метаморфоза произойдет реорганизация нервной и мышечной систем, появится совершенно новое поведение, свойственное бабочке. Как только бабочка выйдет из куколки и крылья ее приобретут достаточную жесткость, она способна летать; эта новая форма поведения — результат процессов *развития* в строгом смысле этого слова.

328. ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Созревание организма сопровождается ростом и развитием эндокринных желез; продукты этих желез — *гормоны* — изменяют внутреннюю среду, в которой функционирует нервная система. Гормоны оказывают влияние на поведение различными путями: 1) стимулируют развитие органов, используемых в тех или иных формах поведения; 2) влияют на ранние стадии развития нервной системы; 3) вызывают изменения в периферических органах, участвующих в сенсорной стимуляции центральной нервной системы; 4) воздействуют на специальные центры в мозгу и, наконец, 5) оказывают общее, неспецифическое влияние на организм животного в целом. Примером первого из этих механизмов может служить развитие у половозрелого петушка гребня, используемого при брачном поведении.

Рост нервных структур под влиянием гормонов происходит главным образом в период внутриутробного развития (или до вылупления из яйца), а на поведении это сказывается позднее. Гормоны часто вызывают резкое ускорение роста «органов-мишеней» — тех органов, на которых специфически проявляется их действие. *Эстроген* стимулирует рост матки и молочных желез и изменения в эпителии влагалища у самок млекопитающих. У птиц *эстроген* (нередко вместе с *прогестероном*) вызывает расширение яйцевода; кроме того, у некоторых видов под влиянием этих гормонов выпадают перья на животе и кожа в этом месте сильно васкуляризуется, образуя насадное пятно. Чувствительные нервы соответствующих органов, несомненно, передают в центральную нервную систему информацию о некоторых из этих изменений.

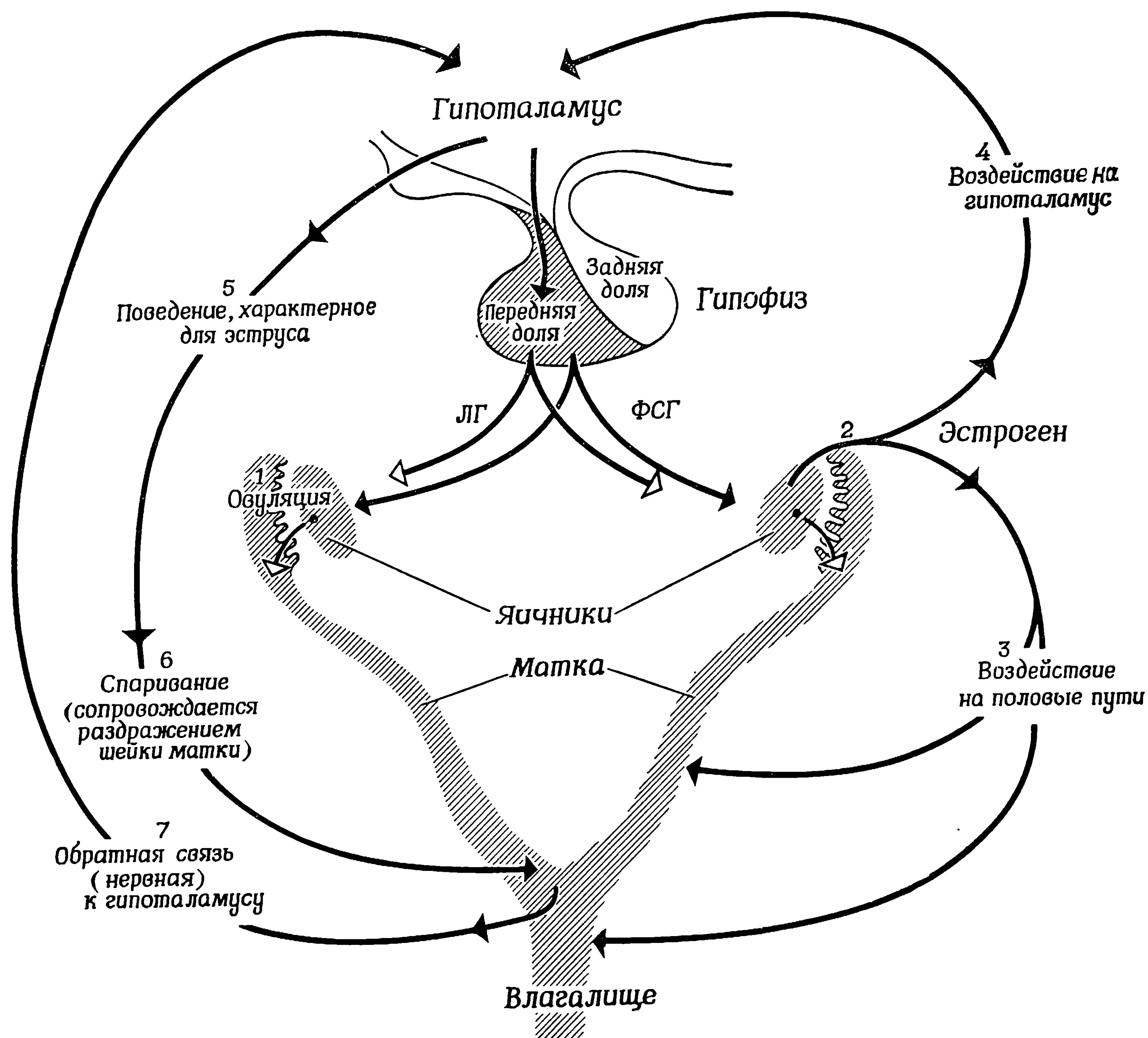
Хорошо изученным примером периферических изменений, вызываемых гормонами и влияющих на поведение, служит изменение чувствительности пениса у крысы под действием *андрогенов*. Эякуляция спермы у самцов происходит при раздражении этого органа; андрогены повышают чувствительность пениса, в частности, вызывая увеличение числа ороговевающих сосочков между складками на его головке. Другим примером служит влияние *пролактина* на кормление птенцов голубями. Голубиное «молочко» в действительности состоит из слущивающихся эпителиальных клеток зоба. К времени вылупления птенцов зоб под действием пролактина увеличивается, и возникающие в нем сенсорные стимулы играют важную роль в возбуждении «инстинкта» кормления. В пользу этого говорят эксперименты, в которых зоб подвергали местной анестезии; при этом реакции, связанные с кормлением, до некоторой степени подавлялись.

Гормоны могут также влиять на поведение, изменяя общее состояние организма. Например, после удаления у крыс *щитовидной железы*, *половых желез*, *надпочечников* или *гипофиза* у них усиливается активность, связанная с устройством гнезда. Удаление любой из этих желез ведет к снижению температуры тела, а известно, что пониженная температура стимулирует такую активность.

Чаще всего гормоны влияют на поведение, непосредственно воздействуя на тот или иной специфический участок центральной нервной системы. У млекопитающих таким участком служит главным образом гипоталамус. Для нормальных половозрелых кошек характерно три эстральных цикла в год. В период эструса кошка в присутствии самца ведет себя опреде-

Рис. 509. Схема некоторых регуляторных взаимодействий, с которыми связан цикл размножения у самок животных с «рефлекторной» овуляцией (например, у кошки или кролика).

Нумерация стрелок указывает приблизительную последовательность событий; вероятно, эти события в некоторых случаях значительно перекрываются во времени.



ленным образом: приподнимает крестец, отводит хвост в сторону и переступает задними лапами. В период *анэструса* она отгоняет самца, если он подходит слишком близко. Во время эструса у кошек наблюдается не только характерное поведение, но и морфологические изменения в репродуктивной системе. Если кастрированной кошке в течение некоторого времени вводить в кровь небольшие дозы эстрогена, то у нее возникнут ожидаемые морфологические изменения, но поведение останется обычным. Это позволяет предполагать, что в нормальных условиях действие гормона на поведение обусловлено сенсорной обратной связью от периферии. Но если взять крупинку *стильбестролдибутирата*, который действует подобно природному гормону, и имплантировать ее в задний отдел гипоталамуса, то у кастрированной кошки разовьется полная картина поведения, характерного для эструса, половые же пути, наоборот, останутся в обычном состоянии. Точно так же половое поведение может возникнуть у кастрированной самки крысы, если

имплантировать ей эстрадиол в *медиобазальную*, *преоптическую* и *переднюю* области гипоталамуса. Некоторые отношения между гормонами и поведением схематически представлены на рис. 509.

Роль гормонов в развитии и проявлении определенных форм поведения была продемонстрирована у многих позвоночных различными способами: кастрировали молодых животных и в дальнейшем наблюдали отсутствие полового поведения и некоторых других реакций, свойственных взрослому животному; впрыскивали гормоны неполовозрелым особям и вызывали у них преждевременное развитие полового поведения и, наконец, восстанавливали половое поведение у кастрированных животных, впрыскивая или имплантируя надлежащие гормоны.

До сих пор речь шла главным образом о роли гормонов в развитии поведения, свойственного взрослому животному, при половом созревании. Однако все сказанное относится и к периодическому появлению определенных

форм поведения у животных с *сезонными циклами размножения* (рыбы и птицы) и с *эстральными циклами* (млекопитающие). С этими циклами размножения, в которых важную роль играют гормоны, связаны и периодические изменения в поведении.

Взаимодействие между гормональными состояниями и факторами окружающей среды очень сложно. Гормоны влияют на реакции, вызываемые у животных внешними стимулами, а эти стимулы в свою очередь влияют на выработку гормонов. Например, *миграция* самцов трехиглой колюшки вверх по рекам к местам нереста обусловлена изменениями в секреции гормонов гипофизом и щитовидной железой. Влияние среды на выработку гормонов проявляется в поведении вяхирей, связанном с размножением. Вводя этим птицам гормоны, можно стимулировать у них откладку яиц. Если содержать самку голубя в изоляции, уровень гормонов у нее будет оставаться низким и она не будет нести яиц. Но если дать ей возможность хотя бы только видеть самца, это приведет к активации гипоталамических центров, регулирующих выделение гормонов гипофизом; начнется секреция фолликулостимулирующего и лютеинизирующего гормонов, вызывающих рост яичника; затем яичник начнет выделять эстроген, после чего начнется откладка яиц. Сходным образом регулируется поведение, связанное с насиживанием. Если поместить самку в клетку, где имеется гнездо, полное яиц, самка не начнет их насиживать, пока ей не впрыснут прогестерон. Если же вместо инъекции гормона подсадить в клетку самца, то начнется взаимное ухаживание, которое, по-видимому, стимулирует выработку прогестерона, и вскоре обе птицы начнут высидывать птенцов.

329. РОЛЬ ПРОШЛОГО ОПЫТА

Все рассмотренные выше примеры касались таких изменений поведения, которые связаны с вполне определенными, предсказуемыми структурными и физиологическими изменениями, сопровождающими рост организма или циклы размножения. Однако не следует забывать, что животное, многократно осуществляя ту или иную программу поведения, с возрастом приобретает некоторый опыт. Поэтому в развитии поведения чрезвычайно трудно отделить процессы «созревания» в строгом смысле этого слова от накопления опыта. Действие этих двух факторов настолько тесно переплетается, что попытки разделить их подчас оказываются безуспешными.

Многие видоспецифические формы мышечной активности появляются сразу после рождения в готовом виде, и напрашивается вывод, что их появление связано только с созреванием нервно-мышечных механизмов и интегративных нервных цепей. Только что вылупившиеся птенцы гнездовых птиц просят корм еще до того, как впервые получают его от родителей,

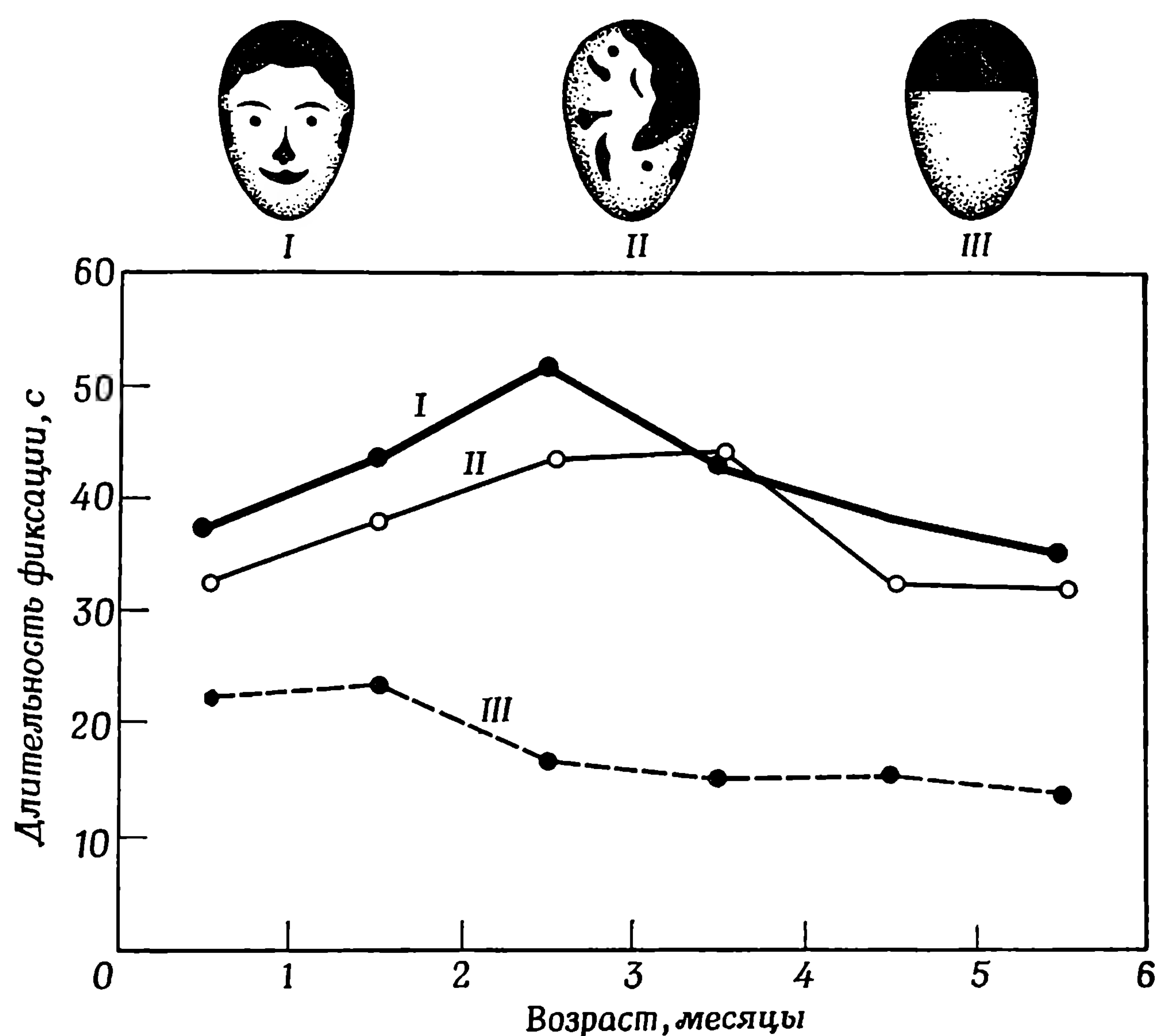


Рис. 510. Адаптивное значение восприятия формы.

Среднее время фиксации взглядом различных фигур младенцами разного возраста. Фигуры предъявлялись попарно во всех возможных сочетаниях. Продолжительность каждого теста 2 мин. Как показывают графики, грудные младенцы отдают предпочтение фигурам, наиболее сходным с человеческим лицом.

а услышав впервые в жизни крик тревоги, «замирают» в позе, характерной для данного вида. Новорожденный дромадер без предварительной практики совершает определенные двигательные акты в определенное время после рождения (указано в скобках): производит жевательные движения (10 мин), катается по земле (74 мин), сосет (100 мин), дергает головой (120 мин), лягается (156 мин), зевает (160 мин) и бьет хвостом (198 мин). Мы уже упоминали о рефлексах Бабинского и Моро у грудных детей. Что касается сенсорной сферы, младенцы отдают предпочтение фигурам, напоминающим человеческое лицо (рис. 510). Когда цыплятам, вылупившимся в темноте и впервые оказавшимся на свету, предъявляли мелкие объекты разной степени «угловатости», от пирамиды до шарика, цыплята клевали шарики в 10 раз чаще, чем угловатые объекты. Очевидно, они были уже способны воспринимать форму и величину предметов и трехмерность окружающего их мира.

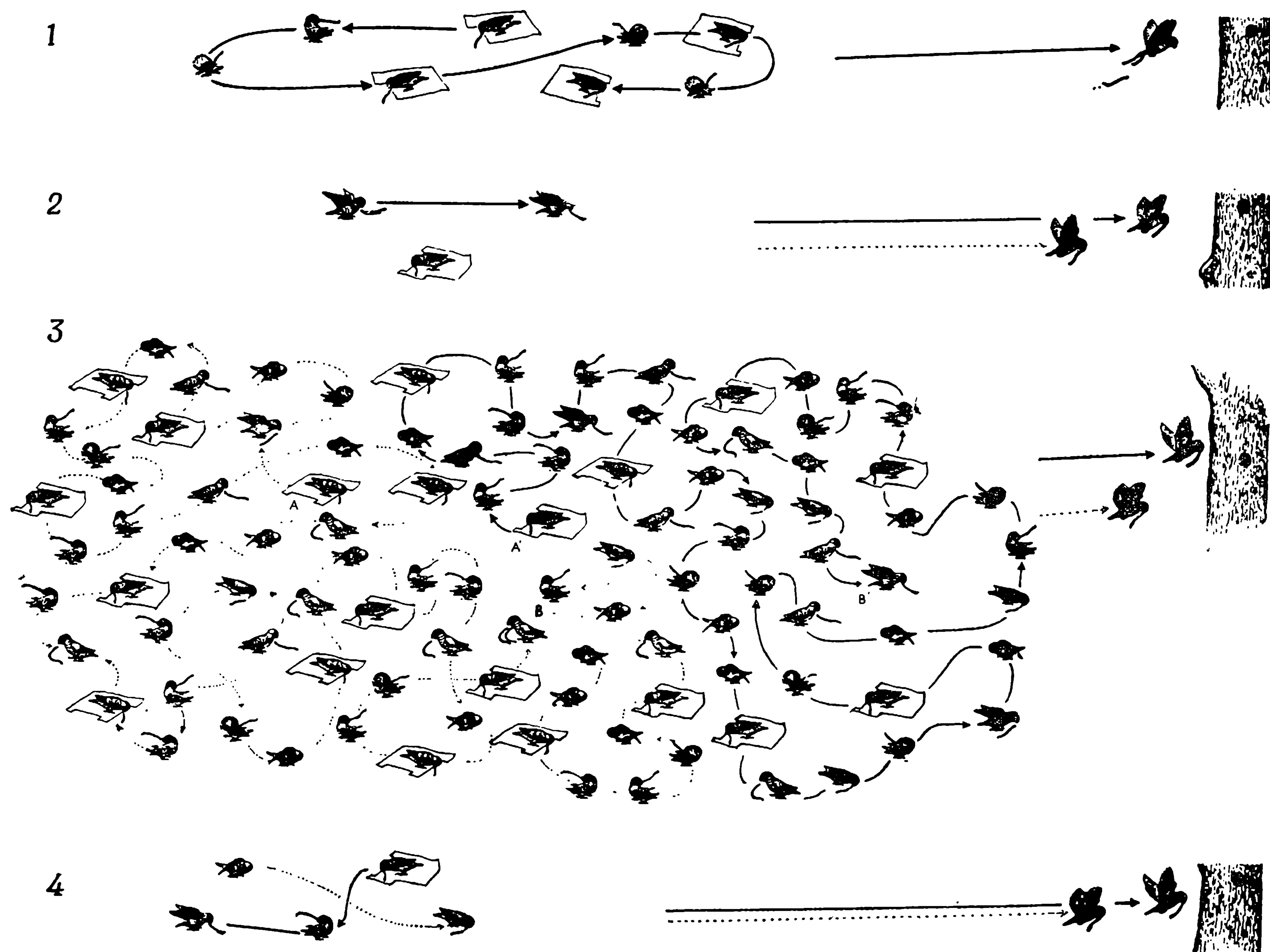


Рис. 511. Гибридный попугайчик наследует два способа доставки материала для устройства гнезда.

Один из родительских видов (1) приносит полоски материала, засунув их в перья, по несколько сразу, а другой (2) приносит их по одной в клюве. Когда гибрид впервые начинает строить гнездо (3), он совершенно запутывается в своих действиях. Пунктирные линии от А до В и черные линии от А' до В' показывают, сколько лишней работы проделывает гибрид, чтобы принести наконец две полоски к гнезду; это удастся ему только тогда, когда он несет полоски в клюве по одной. Проходит 3 года, прежде чем птица вырабатывает прочные навыки доставки материала в клюве (4), и даже после этого она все еще иногда пытается засовывать полоски в перья; по мере приобретения опыта это выходит у нее все лучше и лучше, но она так и не научается делать это по-настоящему.

Предпринималось много попыток экспериментально оценить относительную роль созревания и индивидуального опыта в развитии поведения. Один классический эксперимент состоял в том, что личинок тритона начиная со стадии, когда еще не сформировалась периферическая нервная система, до того времени, когда личинки контрольной группы уже вылупились из яиц и хорошо плавали, непрерывно содержали под наркозом. Как только наркоз сняли, подопытные личинки стали плавать не хуже контрольных, хотя в отличие от последних у них не было никакой практики движений внутри яйца.

Аналогичный эксперимент был проведен с молодыми ласточками, которых содержали в таких тесных клетках, что они не могли приобрести никакого опыта по управлению движения-

ми крыльев. Когда их выпустили, они летали не хуже, чем птицы того же возраста, выросшие в обычных условиях.

Значение внутренних процессов развития выявилось и в экспериментах другого рода. Первый из них связан с хирургическим вмешательством в развитие нервно-мышечных цепей. Когда у зародыша тритона поменяли местами почки правой и левой передних конечностей, у взрослого животного эти конечности оказались повернутыми на 180° , а так как между ними и спинным мозгом установились правильные нервные связи, то перевернутые конечности совершали, например, движение назад, когда нормальные задние ноги двигались вперед. Животное никогда не научалось компенсировать эту искусственно вызванную аномалию развития.

Другой экспериментальный подход к изучению этого вопроса состоит в выращивании гибридов. Некоторые виды попугайчиков собирают материал для постройки гнезда, вырезая узкие длинные полоски из листьев, коры или бумаги. Представители одного вида приносят эти полоски в клюве, а представители другого вида засовывают их в оперение надхвостья. Гибриды пытаются делать то же, что и особи второго вида, но это им не удается, так как они либо засовывают полоску не в то место, либо забывают вынуть ее из перьев. Проходит почти три года, прежде чем гибриды научаются преодолевать наследственно обусловленный шаблон (рис. 511).

Какими бы убедительными ни казались эти примеры, здесь все еще трудно (если не говорить о насекомых) полностью исключить влияние практического опыта, так как остается возможность некоторой «практики» внутри яйца или в утробе матери. Поведение начинается не с момента рождения или вылупления из яйца, а раньше. Цыплята, еще не вылупившиеся из яйца, реагируют на предостерегающий крик петуха — перестают двигаться. Поведение ребенка после рождения может нести на себе следы «опыта» внутриутробной жизни. Существует, например, связь между положением плода в последнюю неделю перед родами и последующим поведением ребенка, в частности рефлексными движениями его ног. Ребенок, развивавшийся в нормальном положении, при уколе булавкой в подошву сгибает ноги, а при легком прикосновении к тому же месту выпрямляет их. В случае же ягодичного предлежания последующие рефлексy зависят от положения, в котором находились ноги: если они были выпрямлены, ребенок будет реагировать на булавочный укол их разгибанием, а если были согнуты — сгибанием. Если в одну из последних недель внутриутробной жизни плод перевернулся из ягодичного предлежания в нормальное положение и оставался в таком положении до самых родов, то его рефлексy будут нормальными.

Роль практики и опыта в развитии поведения необычайно ясно выявляется при изучении *сенсо-моторной координации*. Когда животное на длительное время лишают чувственных восприятий и возможности двигаться, его способности к решению сенсорных задач и двигательные навыки ухудшаются. Частично это можно объяснить возникновением патологических явлений, но большое значение имеет и отсутствие практики. Одни и те же механизмы координации участвуют в развитии нормальных функций у молодых особей, в дальнейшем поддержа-

нии этих функций и в адаптации к резким изменениям условий работы сенсо-моторных систем (например, в выработке двигательных навыков у животных, которым надели призматические очки, так что они видят все окружающее «вверх ногами»). Для нормального развития двигательных функций необходимы зрительные восприятия, связанные с собственными движениями. Это было ярко продемонстрировано в опытах с двумя котятами (рис. 512), которых от рождения до 8-недельного возраста содержали в полной темноте. Один котенок имел возможность более или менее свободно передвигаться и при этом «возил» другого, который был закреплен в небольшой гондоле. Оба котенка получали одни и те же зрительные стимулы; котенок, находившийся в гондоле, получал некоторые механические раздражения от движений своего партнера, но не имел возможности ходить сам. После многочисленных тренировок, общая длительность которых составила 30 ч, оба котенка были подвергнуты испытанию. Активно передвигавшийся котенок умел отталкивать лапой предметы, обходить небольшие уступы и вообще действовал как нормально развитое животное. Другой котенок, которого только возили, оказался совершенно беспомощным, но и у него, когда ему предоставили возможность передвигаться самостоятельно, в конце концов выработалась нормальная сенсо-моторная координация.

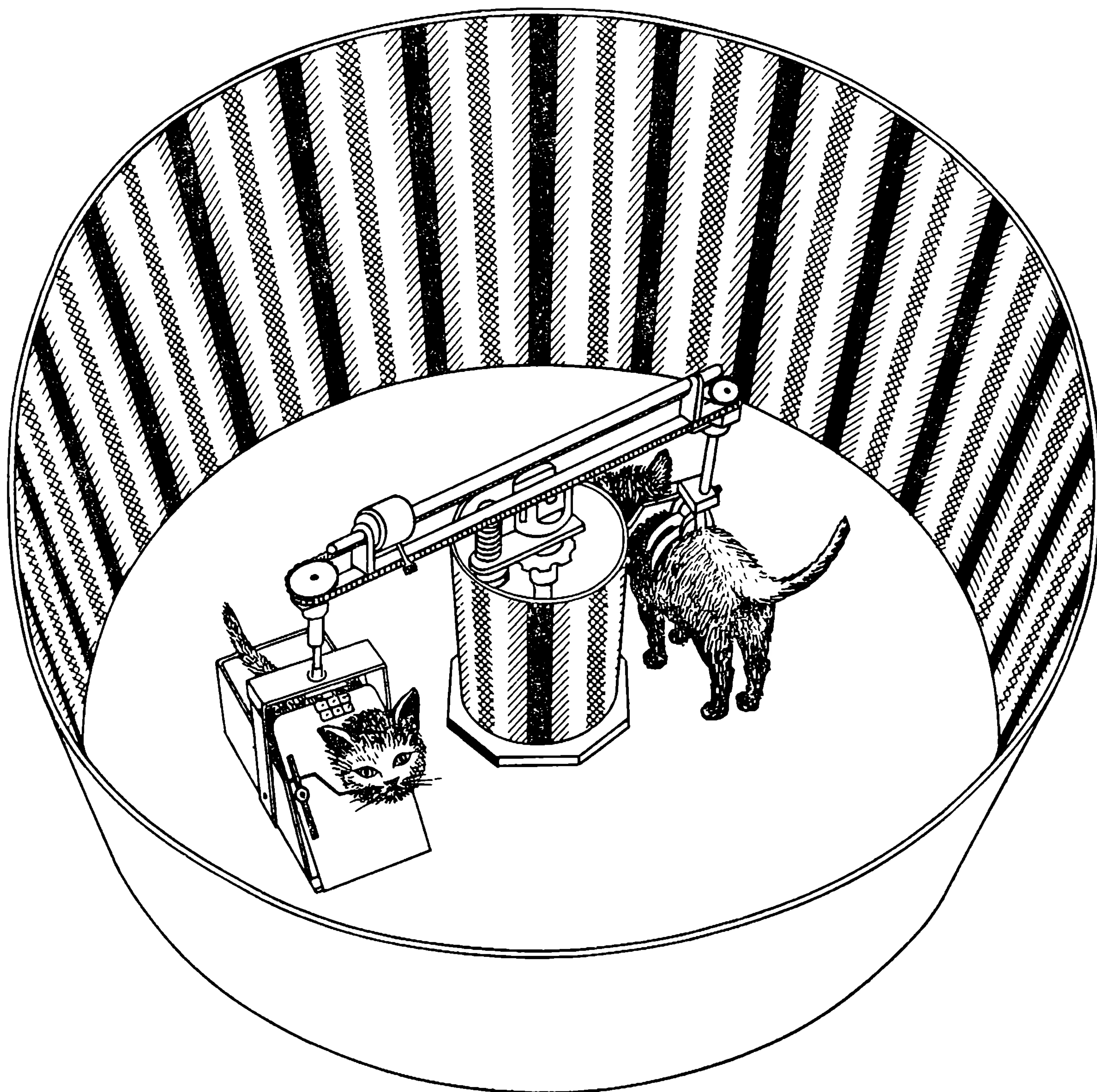
Необходимость практики различна в зависимости от вида животного и от характера выполняемой задачи. В то время как у котят и приматов восприятие расстояния требует зрительного опыта, у цыплят оно является врожденным. У птиц и грызунов распознавание формы мало страдает, если временно ограничить приток зрительной информации, а у приматов оно при этом заметно ухудшается.

Особое место в развитии поведения занимает *подражание*, т. е. научение от других особей. В природе растущим животным постоянно приходится наблюдать поведение родителей, братьев и сестер. Для исследования роли подражания можно выращивать животных в изоляции; однако при этом затрудняется истолкование результатов, так как изоляция нередко влечет за собой обеднение сенсорного опыта. Тем не менее полученные данные, несомненно, свидетельствуют о большом значении подражания.

Превосходным примером служит развитие пения у птиц. У каждой птицы есть свой репертуар «песен» (число которых часто достигает 15—18), настолько характерный для данного вида, что опытному наблюдателю достаточно услышать птицу, чтобы определить ее. В раз-

Рис. 512. Аппарат для изучения влияния на котят активного и пассивного движения.

«Активный» котенок более или менее свободно передвигался, и перемещение его тела передавалось при помощи цепи и перекладины «пассивному» котенку. Пассивный котенок, подвешенный в специальной гондole, получал примерно такие же зрительные стимулы, как и активный (одинаковый узор на стенке и на центральном столбике). У активного животного выработалась нормальная зрительно-двигательная координация, у пассивного же она возникла лишь после того, как через несколько дней он получил возможность самостоятельно передвигаться.



личных ситуациях, например при тревоге, защите территории и т. д., птица издает звуки различного характера. В большинстве случаев для создания этого репертуара птица не подражает другим особям. У самцов серой славки (*Sylvia communis*), растущих в условиях изоляции, навык пения развивается обычным образом — с течением времени добавляются все новые и новые звуки. Хотя эти самцы не могут слышать друг друга, соответствующие стадии наступают у всех у них одновременно. Некоторые птицы не могут научиться своим «песням» без подражания другим особям. Зяблики, выращенные в изоляции, исполняют лишь очень простую песню. Если выращивать несколько молодых особей совместно, но в изоляции от взрослых птиц, песни их оказываются сложнее — вероятно, вследствие взаимного влияния друг на друга. Если же молодые зяблики имеют возможность слышать взрослую птицу, то они обучаются всему репертуару песен. Кроме того, полезной оказывается возможность слышать самих себя. Таким образом, у этого вида имеет значение как самообучение, так и подражание.

Большая роль *окружающей среды* выявилась также при выращивании низших обезьян в изоляции от других особей того же вида. У мака-

ков-резусов, которых лишали общества матери или братьев и сестер, никогда не вырабатывалось нормальное половое и материнское поведение; они не вступали в нормальные «общественные» отношения с другими обезьянами, проявляли гомосексуальные наклонности, а если когда-нибудь обзаводились семьей, то не уделяли достаточного внимания собственным детенышам. Сходные аномалии поведения наблюдались и у других животных, выращенных в изоляции.

Изучение отношений между детенышами обезьян и искусственными «матерями», сделанными из материи или из проволоки (рис. 513), показало, что физический контакт и зрительная стимуляция столь же важны в психологическом аспекте, как молоко — в физиологическом. У детенышей создавалась сильная эмоциональная привязанность к «матери» из мягкой ткани; они бежали к ней, испугавшись, например, игрушечного заводного медведя, бьющего в барабан, и охотно обследовали находившиеся в комнате незнакомые предметы, если здесь же находилась «мать», служившая для них своего рода психологическим убежищем. Детеныши, не имевшие «матери», забивались в угол комнаты, съеживались и конвульсивно раскачивались из



Рис. 513. Искусственные проволочные и тряпичные «матери», используемые при изучении поведения детенышей обезьяны.

Детеныши проводили большую часть времени около мягкой «матери» (справа), даже если бутылочки с едой были прикреплены к проволочной «матери» (слева).



Рис. 514. Обезьянку помещали в комнату гораздо больших размеров, чем привычная для нее клетка; добавочным элементом, вызывающим беспокойство, служили незнакомые предметы.

При отсутствии «матери» детеныш обычно забивался в угол (А). Проволочная «мать» никак не изменяла этого боязливого поведения, однако тряпичная «мать» быстро успокаивала детеныша; он сначала прижимался к ней (Б), а затем начал обследовать комнату и играть с находившимися в ней предметами (В), возвращаясь время от времени к «матери», чтобы поддержать в себе уверенность.

стороны в сторону (рис. 514). Их действия напоминали аутистическое поведение заброшенных детей.

Из всего сказанного ясно, что способность видоизменять поведение в результате индивидуального опыта имеет большое приспособительное значение, которое в процессе эволюции животных неуклонно возрастало. У большинства позвоночных основное «ядро» поведения составляют рефлексy, стереотипные действия (инстинкты) и таксисы (фототаксис, геотаксис и т. п.). В ходе прогрессивной эволюции позвоночных эти формы поведения все больше и больше вытесняются формами, основанными на индивидуальном научении (рис. 515).

330. НАУЧЕНИЕ

Научением называют выработку относительно стойких изменений поведения в результате накопления индивидуального опыта, связанного

с сохранением и воспоминанием определенной информации. Научение обычно определяют негативно: как изменение поведения, которое нельзя объяснить сенсорной адаптацией, центральными состояниями возбуждения, эндогенными ритмами, состояниями мотивации или созреванием. Однако научение не следует рассматривать как некое однотипное явление; оно проявляется в разнообразных формах, и у различных видов животных оно, несомненно, обладает различными особенностями и связано с различными механизмами. Процессы научения удобно разделить на несколько категорий: привыкание, классическое обусловливание, инструментальное, или оперантное, обусловливание (иначе — выработка классических и инструментальных условных рефлексов) и научение путем проб и ошибок.

Привыкание проявляется не в выработке новых реакций, а в утрате прежних. Животное постепенно перестает реагировать на раздра-

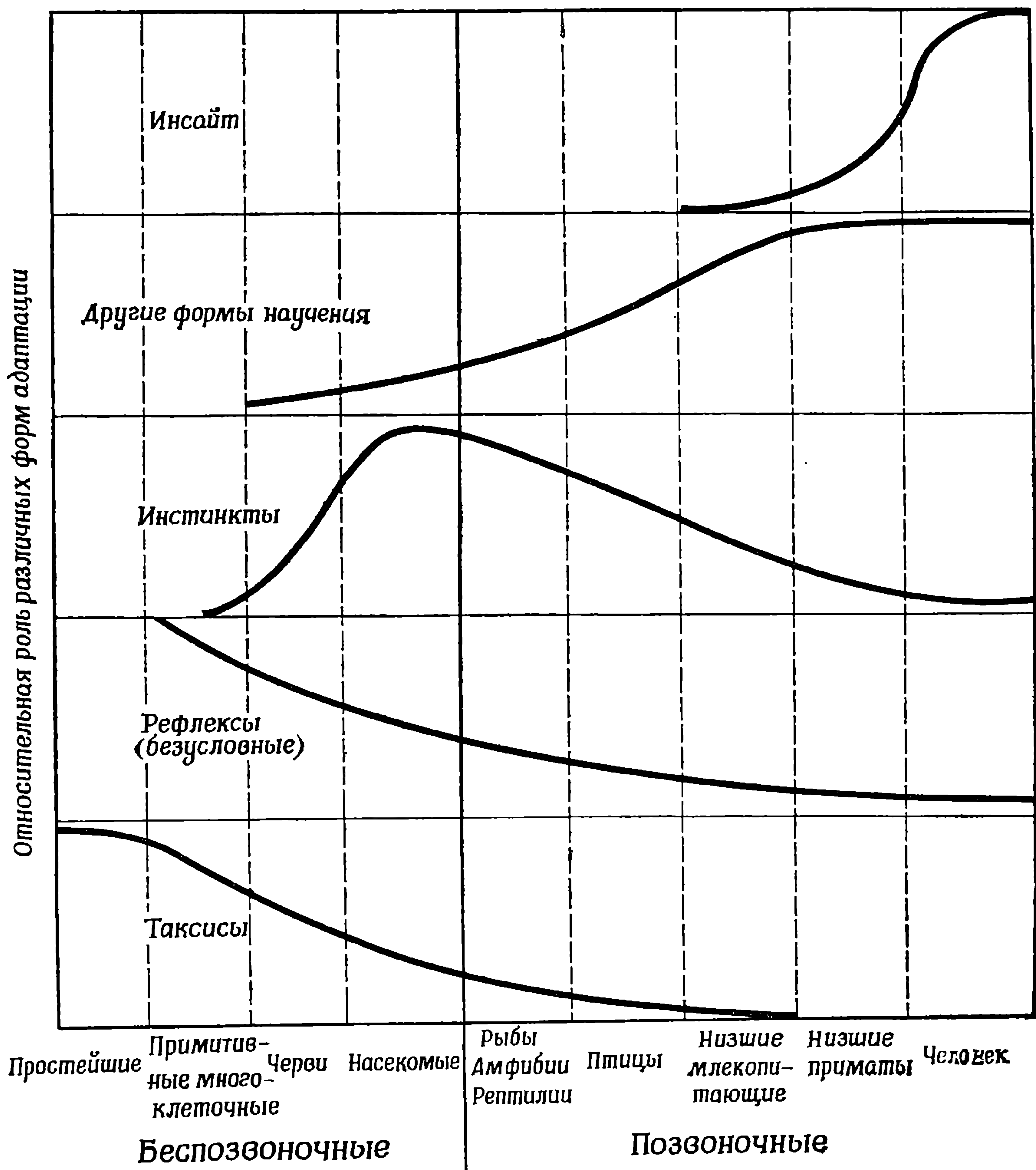


Рис. 515. Изменения относительного значения различных типов адаптивного поведения в процессе эволюции.

Эти изменения можно проследить, рассматривая отдельные кривые в направлении слева направо; рассматривая же отдельные столбцы графика, можно получить представление о соотношении различных поведенческих механизмов на разных ступенях филогенеза.

жители, которые не имеют для него жизненного значения и сами по себе не являются ни приятными, ни неприятными. Один из самых обычных процессов, основанных на привыкании, — это приручение диких животных. Животное, которое было когда-то диким, может «привыкнуть» к присутствию людей, не причиняющих ему вреда. Воробьи в поле в конце концов перестают обращать внимание на пугало. Привыкание отличается от утомления и сенсорной адаптации своей относительной стойкостью; во многих случаях после ослабления реакции никогда уже не наступает ее усиление, т. е. ослабленная реакция не восстанавливается. Вместе с тем привыкание может происходить быстро. Крики тревоги, издаваемые зябликами при появлении совы, спустя каких-нибудь полчаса почти прекращаются, т. е. зяблики полностью привыкают к ее присутствию; однако после удаления совы первоначальная реакция восстанавливается примерно на 55 %. Это позволяет предположить, что имеется быстрая и медленная фазы восстановления и что привыкание нельзя считать «простой» формой научения. Природа процессов, лежащих в основе привыкания, неясна.

Все остальные виды научения состоят в усилении реакций, имеющих для животного определенный «смысл». Самая простая форма научения — это выработка *павловских*, или *классических*, *условных рефлексов*. Это *ассоциативное* научение: животное устанавливает связь между индифферентным (ранее ничего не «значившим») раздражителем и последующим «вознаграждением» или «наказанием». И. П. Павлов вырабатывал у собак связь между звонком и введением в рот мясного порошка. Мясной порошок вызывает у собаки слюноотделение; после многократного введения собаке порошка, всякий раз в сопровождении звонка, у нее в конце концов один только звонок, без всякой пищи, начинал вызывать выделение слюны. Павлов назвал слюноотделительную реакцию на мясо (*безусловный раздражитель*) *безусловным рефлексом*, а такую же реакцию на звонок (*условный раздражитель*) *условным рефлексом*.

Другой вид ассоциативного научения — *инструментальное научение* (которое называют также выработкой *условных рефлексов II типа*, *оперантным обусловливанием* или научением путем *проб и ошибок*). В этом случае животное научается производить такие действия, которые приводят к желательному для него результату. В простейшем случае, например, крыса нажимает на рычаг, чтобы получить пищу. Пища служит здесь «вознаграждением» за нажатие на рычаг. Крыса может давить на рычаг лапой, носом и т. п. — выбор зависит от нее самой.

В таком эксперименте животное обычно начинает с разнообразных естественных для него действий. Затем экспериментатор решает, какую из этих различных реакций он будет стремиться закрепить. Можно, например, вознаграждать животное только в тех случаях, когда оно нажимает на рычаг лапой; тогда все другие реакции в конце концов прекратятся. *Подкрепление* правильного действия не всегда производится путем прямого вознаграждения; в некоторых случаях правильная реакция избавляет животное от действовавшего вначале неприятного раздражителя или позволяет вовсе избежать его.

В опытах с лабиринтом выработка инструментальных условных реакций осуществляется в более сложной форме, так как животному приходится делать ряд последовательных выборов во многих точках пути и оно может совершать много ошибок. При этом животное получает либо вознаграждение за правильный выбор, либо наказание за неправильный. Еще один вид экспериментов с научением путем проб и ошибок состоит в том, что животных помещают в клетки, из которых они могут выйти, если научатся справляться с разнообразными запорами (рис. 516). Вероятно, путь проб и ошибок — одна из наиболее распространенных форм самообучения животных в природных условиях.

В многочисленных экспериментах, проведенных на самых различных животных, начиная с червей и кончая человеком, был установлен ряд общих закономерностей, позволяющих нам более точно охарактеризовать процесс выработки условных реакций. Прежде всего решающее значение имеют временные отношения. Если безусловный раздражитель предшествует условному, то условный рефлекс не вырабатывается или почти не вырабатывается. Если безусловный раздражитель следует за условным, но промежуток времени между ними превышает 1 с, выработка условного рефлекса происходит с трудом (рис. 517). Таким образом, для ассоциативного научения необходима *смежность связываемых раздражителей во времени*.

Другим важным моментом является *повторение*. Чем чаще условный раздражитель воздействует в сочетании с безусловным, тем сильнее будет выражен условный рефлекс. Количество слюны, выделявшейся у собак в опытах Павлова, с каждым повторением увеличивалось. Крыса, обучающаяся прохождению через лабиринт, с каждым разом делает все меньше и меньше ошибок. Скорость этого процесса отражает «кривая обучения», которую можно получить, откладывая по оси ординат время, затрачиваемое животным на выполнение задачи, или

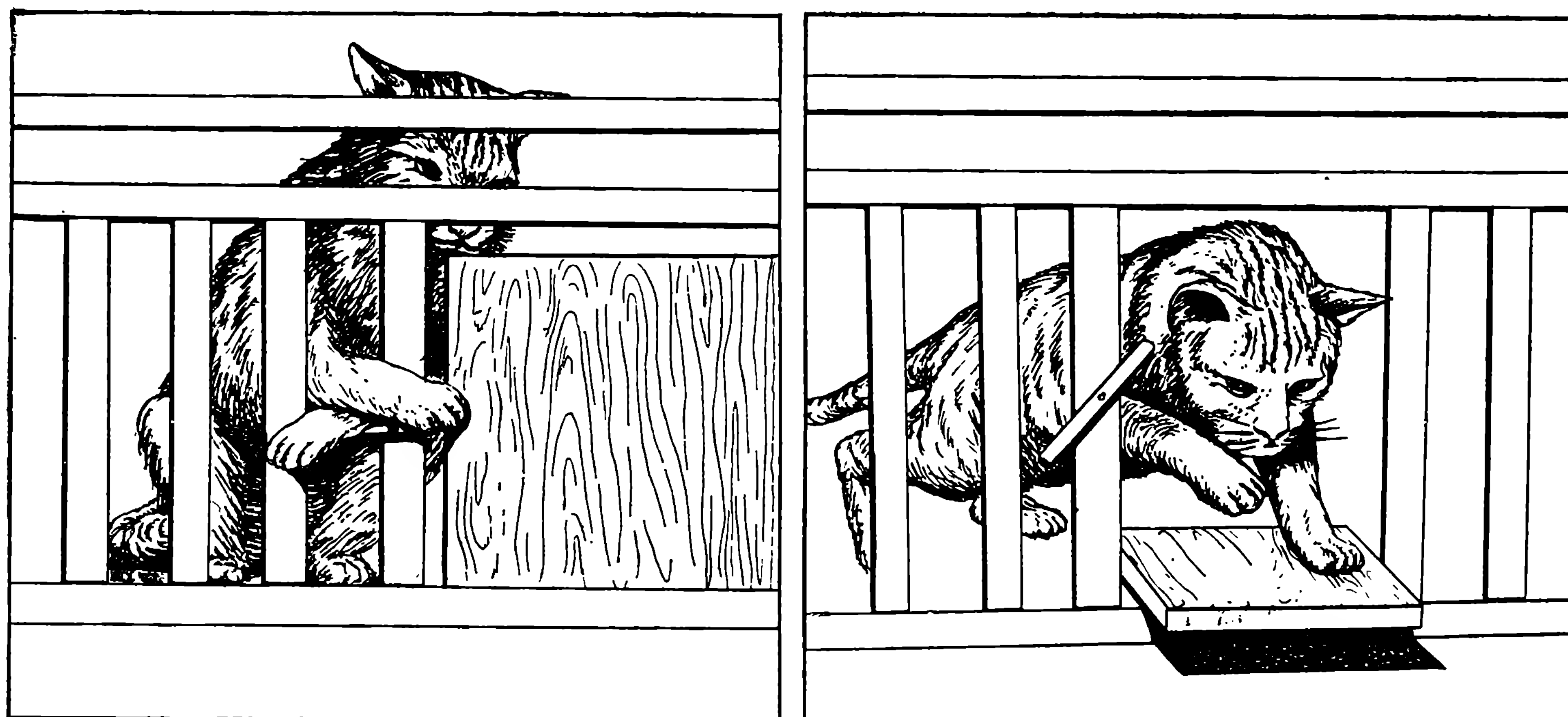


Рис. 516. Кошка отодвигает задвижку, чтобы открыть дверцу и выйти из клетки.

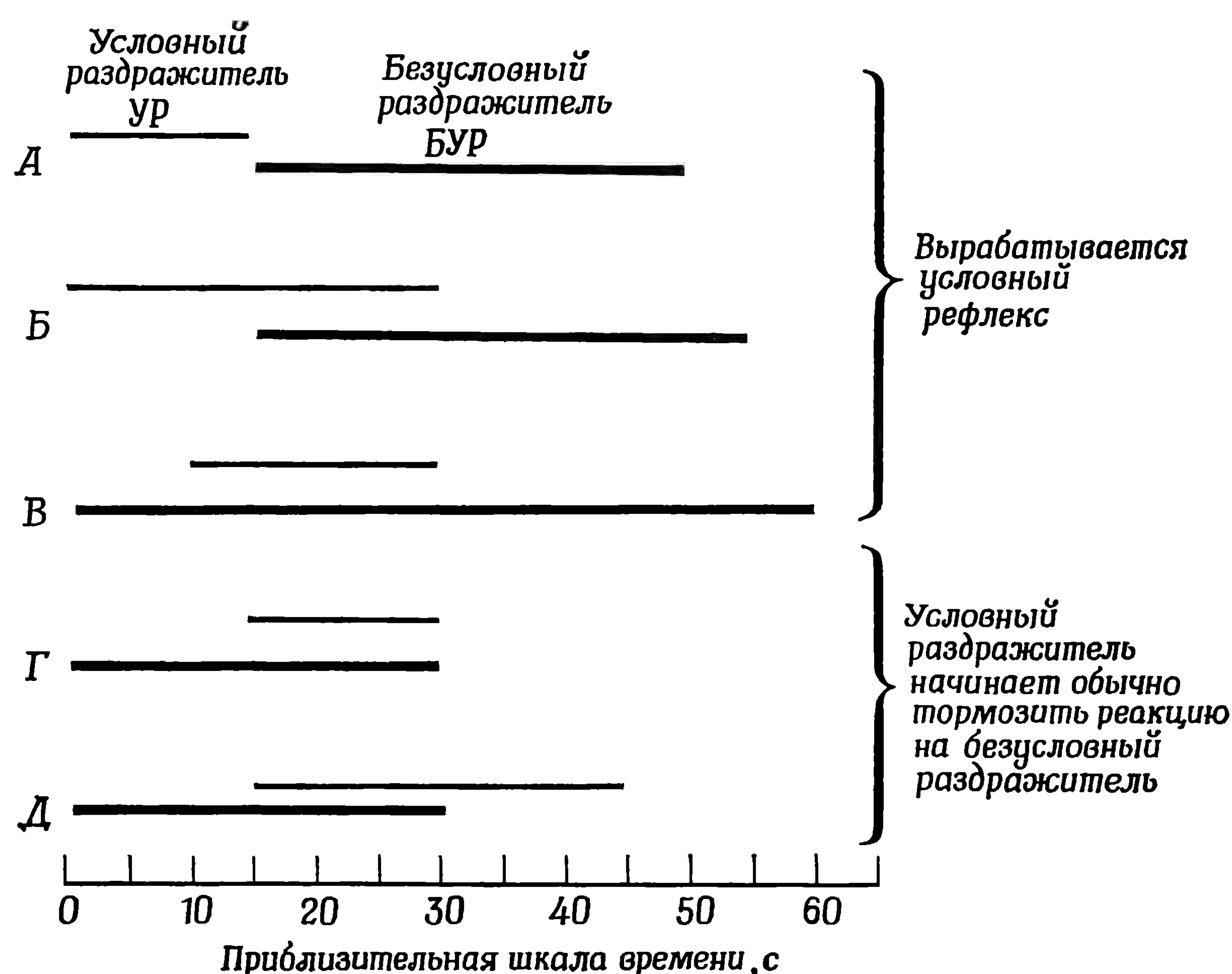


Рис. 517. Влияние временных соотношений между раздражителями на выработку условного рефлекса.

В каждом случае верхняя тонкая линия изображает период воздействия условного раздражителя (УР), а нижняя, толстая линия — период воздействия безусловного (подкрепляющего) раздражителя (БУР). Результаты указаны справа. Как показывают эти схемы, для выработки условного рефлекса необходимо, чтобы условный раздражитель прекращался раньше, чем безусловный; в противном случае он будет тормозить реакцию на безусловный раздражитель.

число ошибок, совершаемых при каждой пробе (рис. 518). Такая кривая позволяет количественно оценивать способность животного к научению в различных условиях или сравнивать между собой различных животных.

При многократном повторении в конце концов достигается некоторый предельный результат, улучшить который уже невозможно. Но хотя дальнейшая тренировка не улучшает реакции, она, однако, делает ее более стойкой — менее подверженной угасанию. *Угасание* — это ослабление выработанной реакции при отсутствии подкрепления. Без подкрепления условный рефлекс может совершенно исчезнуть, но если

животное оставить в покое, а позднее снова предъявить ему условный раздражитель, то условная реакция появляется опять. Это спонтанное восстановление бывает лишь частичным, и реакция теперь угасает легче, чем в первый раз. Павлов полагал, что угасание обусловлено новым научением, результат которого мешает проявлению прежней условной связи. Несомненно, что всякий отвлекающий раздражитель в начальном периоде выработки условной связи ослабляет условную реакцию — как говорят, тормозит ее. Напротив, в период угасания отвлекающий раздражитель усиливает условную реакцию. По-видимому, он ослабляет тормозя-

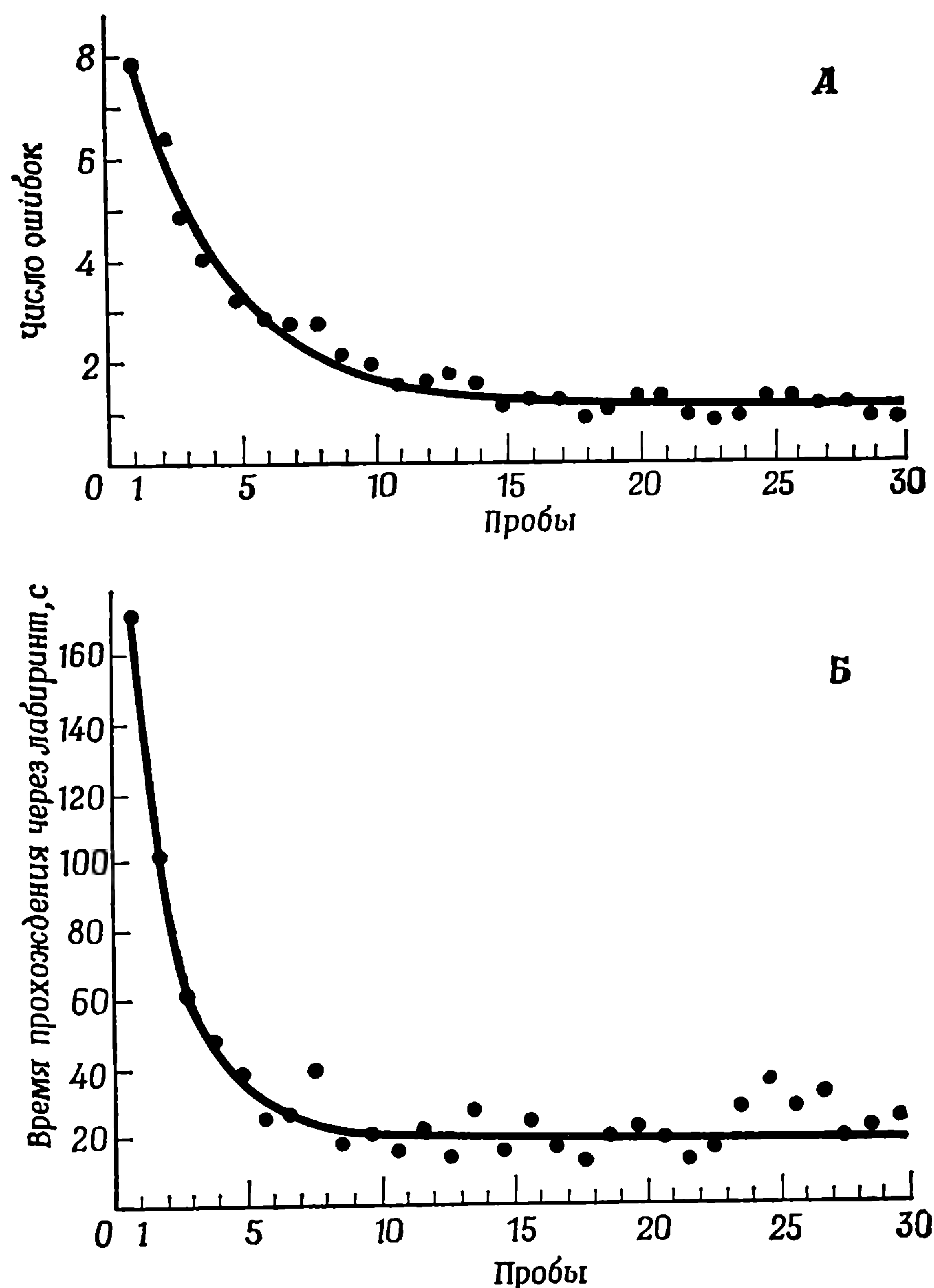


Рис. 518. Кривые обучения крыс в лабиринте с множественными Т-образными разветвлениями.

А. Уменьшение числа ошибок. Б. Сокращение времени, необходимого для достижения цели. Каждый кружок — средняя величина для 47 животных.

щий эффект нового научения, так как тормозит последнее. Павлов назвал это явление *растормаживанием*.

В связи с условными рефлексамн следует упомянуть еще два явления: генерализацию и дифференцировку. *Генерализация* состоит в том, что если вырабатывать у животного условный рефлекс на какой-нибудь один раздражитель, то этот же рефлекс будут вызывать и другие сходные раздражители. При этом чем ближе новый раздражитель к первоначальному, тем он более эффективен. Если, например, выработать у собаки условный рефлекс на звук с частотой колебаний 1000 Гц, то она будет в какой-то степени реагировать и на звуки с частотой 500 или 1 500 Гц; реакция на звуки с частотой 100 или 2 000 Гц будет еще слабее. Выработка *дифференцировки* (различения) состоит в том, что животное, например собаку, можно научить реагировать только на один определенный звук (скажем, с частотой 100 Гц), вознаграждая ее за реакцию на этот звук и наказывая за реакцию на все другие звуки. Этот метод широко

применяют при исследовании тонкости сенсорного различения; им пользовался, например, Фриш, изучавший способность пчел различать цвета.

Латентным научением называют те случаи, когда животное научается чему-либо без подкрепления и только впоследствии извлекает пользу из приобретенной новой информации. К этой категории относится, например, «исследовательская» активность. Большинство животных проводит довольно много времени, исследуя новые ситуации и новые окружающие условия. Таким путем они «осваиваются» в окружающем мире, с тем чтобы использовать полученные сведения в будущем. Даже перепончатокрылые насекомые (муравьи, пчелы, осы) совершают ориентировочные полеты вокруг только что построенного гнезда и «запоминают» его местоположение. Некоторые осы могут усвоить существенные приметы окрестностей гнезда во время полета, который продолжается всего лишь 9 с.

Высшей формой научения считается научение в результате так называемого *инсайта* (усмотрения сути, «понимания»). Эту форму определяют как способность объединять два или большее число элементов прошлого опыта в новое целое, позволяющее достичь желаемой цели. Для испытания способности того или иного животного к инсайту экспериментаторы чаще всего использовали задачи, решение которых требует «обходного» маневра (с временным удалением от цели). Если животное, не имея возможности непосредственно добраться до пищи, которую оно видит, уже при первой попытке находит правильный обходный прием, позволяющий схватить приманку, то оно, вероятно, сумело «оценить ситуацию». С первого раза это удастся только обезьянам; все остальные животные, в том числе самые «умные» собаки и еноты, сначала не могут найти решение. Классический пример инсайта — решение задачи шимпанзе, которые ставят один на другой ящики или соединяют две бамбуковые палки, чтобы достать высоко подвешенный банан. Шимпанзе «придумывали» эти приемы без предварительного обучения (рис. 519).

Можно упомянуть еще некоторые задачи. В одной из них — так называемой задаче, основанной на *принципе непарности* (oddity-principle learning), — животное должно научиться выбирать из трех предметов тот, который отличается от двух других, одинаковых, независимо от того, что это за предметы (рис. 520). В другой задаче, основанной на *отсроченной реакции*, животному показывают, под какой из двух мисок спрятана пища, и оно должно позднее, пос-

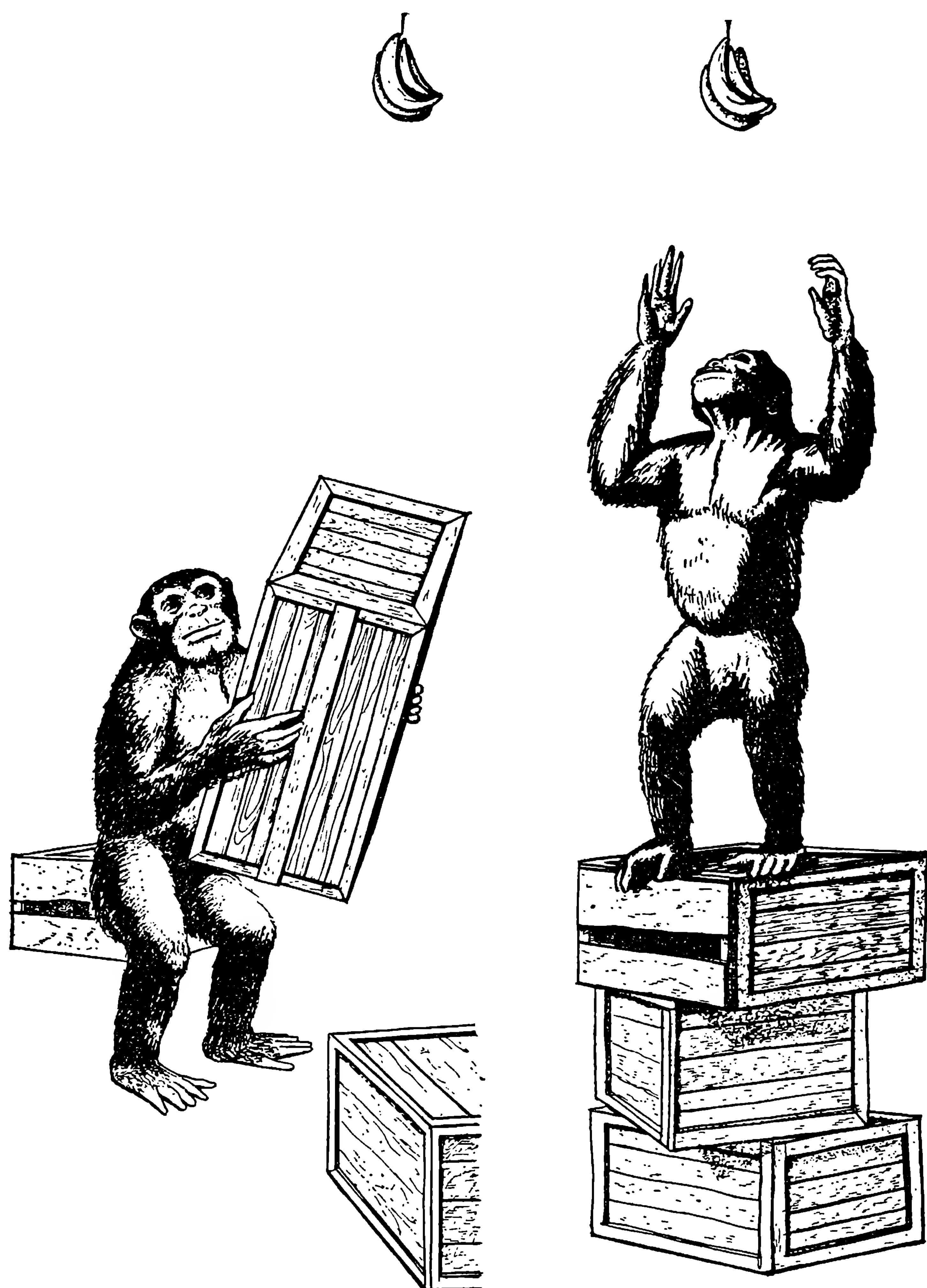


Рис. 519. Шимпанзе достают высоко подвешенные бананы, поставив один на другой несколько ящиков.

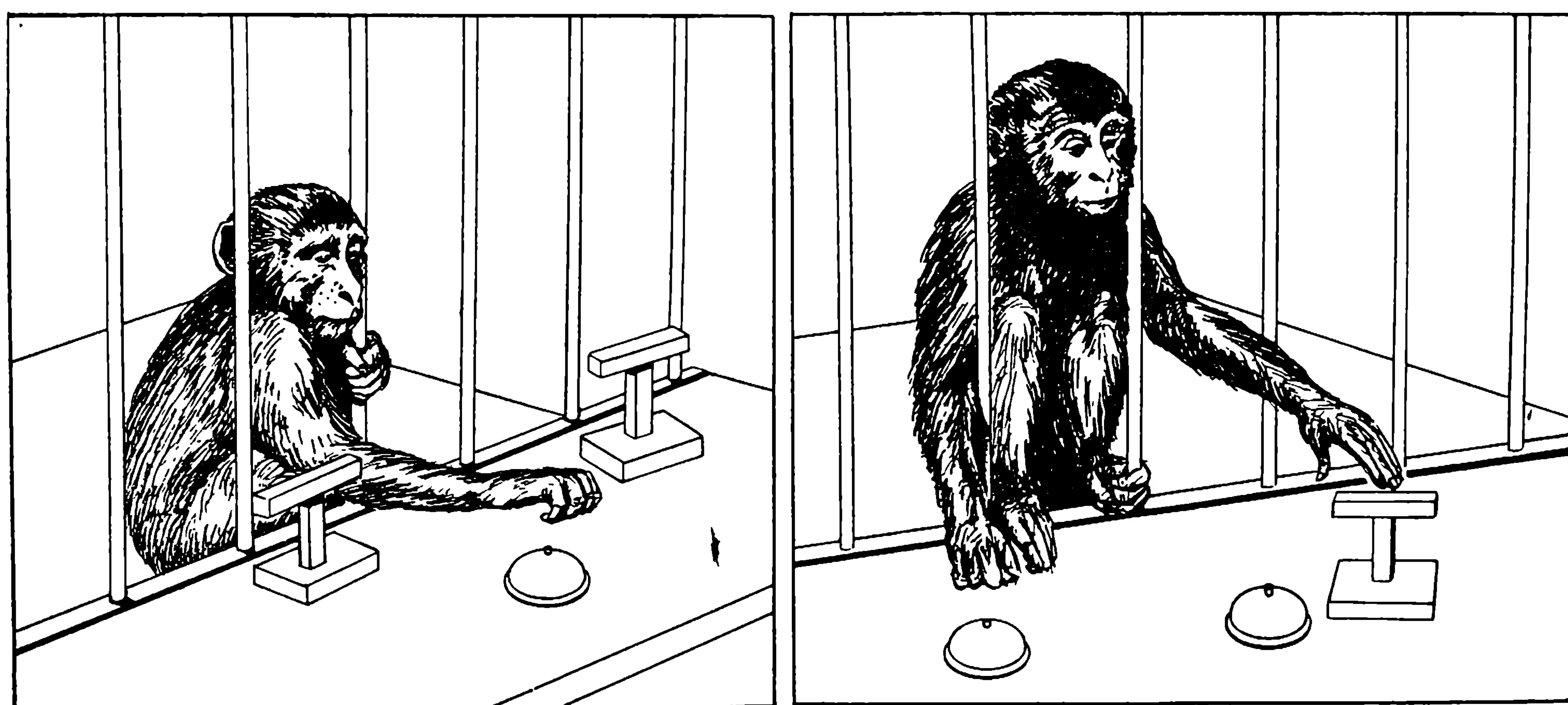


Рис. 520. Макак-резус решает задачу, основанную на принципе непарности.

Рис. 521. Создание «установки на выработку различения» у разных млекопитающих.

В каждой новой задаче животное в первой пробе по необходимости делает случайный выбор, но если оно уловило принцип решения задачи, то уже во второй пробе выбор должен быть правильным. Обратите внимание, как долго результаты крыс и белок во второй пробе остаются на уровне около 50% правильных ответов — величины, ожидаемой при случайном выборе. Многие обезьяны достигают почти 100%-ного уровня после 400 проб и даже быстрее. I — макак-резус; II — саймири; III — мартышка; IV — кошка; V — крыса; VI — белка.

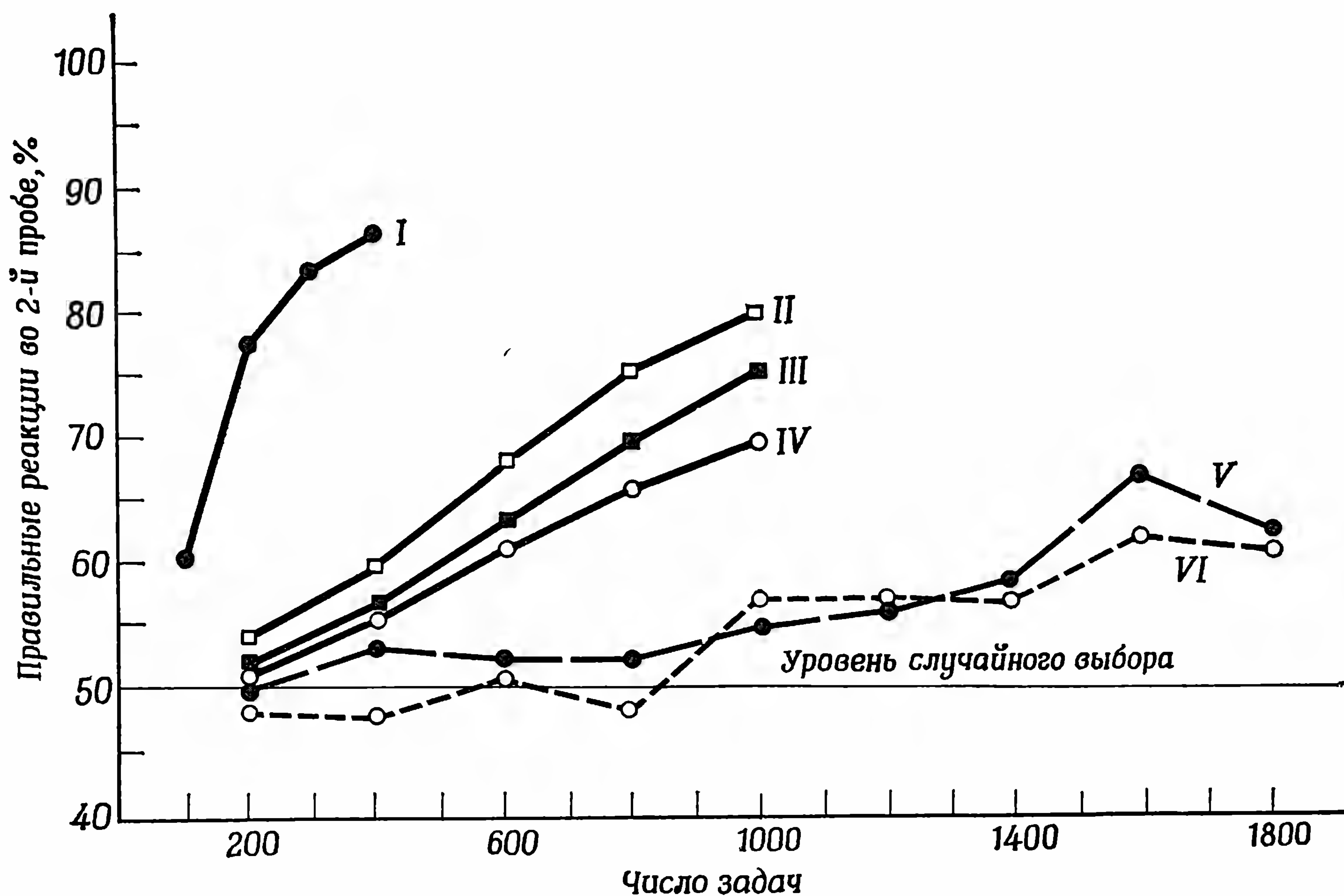
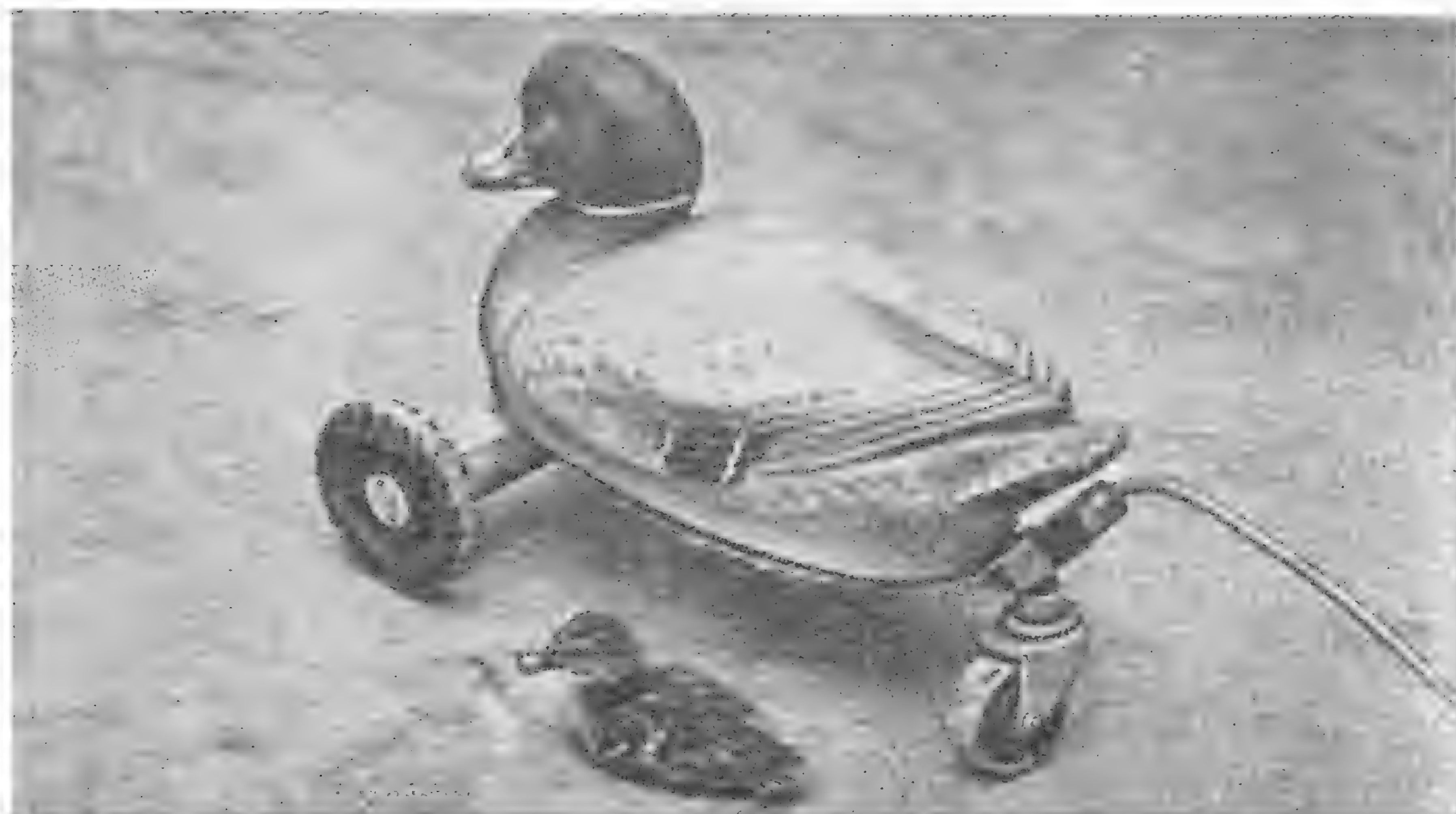


Рис. 522. Макет с дистанционным управлением, использованный Гессом и его сотрудниками в экспериментах с импринтингом.

В этих опытах не только утенок, но и макет мог свободно передвигаться во всех направлениях.



ле некоторого перерыва, поднять именно эту миску. В третьей задаче производится выработка *установки на обучение*. Животному предъявляют два различных предмета, под одним из которых всегда находится пища. Только после многократных проб животное научается сразу направляться к этому предмету. Затем тот же опыт повторяют с другой парой объектов, и снова для выработки безошибочной реакции требуется несколько проб. Ту же самую задачу повторяют многократно, каждый раз с новой парой предметов, и хотя все последующие варианты ничуть не легче первого, число необхо-

димых проб постепенно сокращается. В конце концов животное поднимает один из двух новых предметов и если находит под ним пищу, то выбирает этот же предмет при каждом последующем предъявлении: если же пищи нет, оно поднимает другой предмет и в дальнейшем всегда выбирает его же. Иными словами, животное начинает «понимать», что пища всегда находится под тем предметом, под которым она оказалась в первый раз. Если в первой пробе животное сделало правильный выбор, то необходимость искать пищу в другом месте отпадает; если же первый выбор оказался ошибочным,

то остается только второй предмет, который и следует выбирать в дальнейшем. Таким образом, у животного создается установка на использование определенной информации. Как показывает рис. 521, скорость выработки такой установки у различных млекопитающих неодинакова.

Есть еще один вид научения, который некоторые исследователи выделяют как особую форму поведения, — так называемый *импринтинг*, или *запечатление*. Импринтинг был впервые описан у птиц, но впоследствии его обнаружили также у овец, коз, оленей, буйволов и других животных, детеныши которых сразу после рождения способны передвигаться. Это явление состоит в том, что у птенцов или детенышей возникает особая «привязанность» к первому движущемуся объекту, который они увидели, и они реагируют на него так, как если бы это была их мать. Их реакция обычно выражается в том, что они повсюду следуют за таким объектом (рис. 522), хотя это не единственная возможная форма проявления импринтинга. Многообразие зрительных стимулов, способных вызывать импринтинг, почти безгранично. У некоторых видов стимулом может служить даже звук, хотя обычно наиболее эффективным оказывается сочетание звука со зрительно воспринимаемым движением.

Для импринтинга характерно то, что соответствующие стимулы эффективны лишь в течение определенного *критического периода*. Длительность критического периода зависит от того, какие особенности поведения мы выберем в качестве критерия. Если учитывать просто реакцию следования за движущимся объектом, то окажется, что у утят этот период продолжается около 70 ч; если же считать критерием импринтинга возникновение стойкой привязанности и учитывать, насколько близко к объекту держится утенок и в какой степени он отличает его от других сходных объектов, то длительность критического периода составляет лишь около 30 ч. У диких утят импринтинг начинается сразу после вылупления, но сила его с возрастом ослабевает (рис. 523). Варьируя скорость движения искусственной «матери» и помещая на пути утенка барьеры, удалось установить, что сила импринтинга возрастает, если утенку приходится затрачивать больше усилий.

Когда птенцы подрастают, макет перестает играть для них роль «матери», но когда они достигают половой зрелости, он становится объектом ухаживания и даже попыток копуляции. Изучавший эти явления Лоренц сам однажды оказался в роли полового стимула для

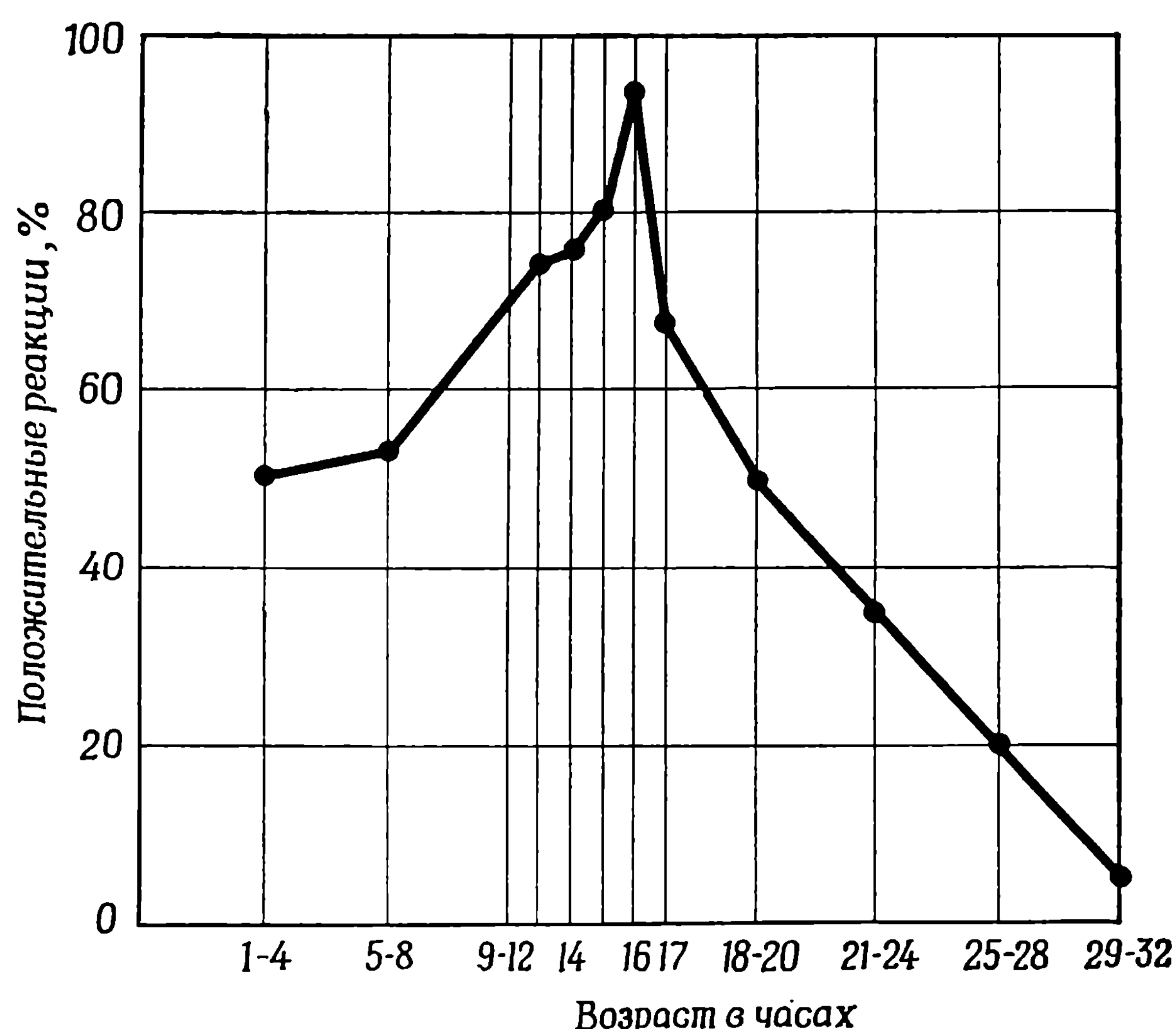


Рис. 523. Изменение способности к импринтингу у утят.

Пик кривой соответствует «критическому» возрасту. Черными точками представлены средние результаты последующего испытания для утят, подвергшихся импринтингу в том или ином возрасте.

гусей, для которых он в свое время был объектом, вызвавшим импринтинг. Птенцы, выращенные приемными родителями другого вида, после полового созревания всегда делали попытки к спариванию с самками этого вида.

Несмотря на огромные усилия, затраченные исследователями на поиски *энграмм*, или *следов памяти*, природа этих следов остается неизвестной. Научение каким-то образом связано с сохранением информации в нервной системе и с возможностью извлекать эту информацию в случае надобности. Процессы, лежащие в основе сохранения и воспроизведения информации, несомненно, различны. Каждый студент знает, что можно очень хорошо выучить какой-нибудь вопрос, но оказаться не в состоянии ответить на него во время экзамена, хотя позже удастся все вспомнить без труда. Часто нужное слово «вертится на языке», но никак не вспоминается. Есть также данные о том, что существует (по крайней мере у млекопитающих) два вида памяти: *кратковременная* и *долговременная*. Это различие очень ярко проявляется при некоторых типах *амнезии*. Человек может отлично помнить события, происшедшие 50 лет назад, но не помнить того, что произошло за последние несколько минут. И наоборот, иногда он хорошо помнит недавние события, но не в состоянии восстановить прошлое. Где-то в нервной системе происходят изменения, связанные с научением и памятью, с записью и воспроизведением информации. Согласно некоторым теориям, в этих изменениях

непосредственно участвуют ДНК, РНК и белки, но действительный механизм остается пока неизвестным.

331. «ОБЩЕСТВЕННОЕ» ПОВЕДЕНИЕ

Среда, к которой животные должны приспособляться, включает не только мир неодушевленных объектов, но и других животных, принадлежащих как к их собственному виду, так и к другим видам. К *общественному поведению* в самом широком смысле этого слова относятся любые взаимодействия между двумя или большим числом индивидуумов. Обычно, однако, под «общественными отношениями» подразумеваются взаимодействия между представителями одного вида.

Одно лишь присутствие двух или многих особей в одном месте еще не означает, что их поведение становится общественным. Многие факторы физической среды заставляют животных скапливаться в определенных местах, но взаимодействия между особями, если они и возникают, часто носят опосредованный характер. Источник света ночью привлекает к себе множество ночных бабочек и других насекомых, которые собираются вокруг него; повышенная влажность под поваленным деревом вызывает скопление мокриц; небольшой водоем в засушливой саванне привлекает большое число различных птиц и млекопитающих. Но ни одну из таких группировок нельзя считать общественной.

В основе общественных отношений у животных лежит главным образом брачное поведение; существенное место в них занимают также семейные отношения, стадный образ жизни и, как это ни странно, драки. У всех видов, за исключением партеногенетических форм, самки и самцы должны встречаться и действовать координированным образом. Хотя на первый взгляд это может показаться нетрудной задачей, на самом деле здесь возникает ряд препятствий, для преодоления которых выработались специальные сложные формы поведения.

Прежде всего необходимо, чтобы образование яиц и спермы происходило одновременно, причем самка и самец должны найти друг друга — даже если оплодотворение (как, например, у рыб) происходит во внешней среде. Естественно, что особи того и другого пола должны находиться в это время в фазе готовности к размножению. Эта встреча особей в определенное время и в определенном месте обеспечивается общими для обоих полов стимулами, исходящими из внешней среды, и возбуждающим действием одного пола на другой. У многих рыб,

птиц и млекопитающих стимулом, синхронизирующим готовность к размножению, служит увеличение длины дня, которое воздействует на гипофиз, а гипофиз в свою очередь побуждает половые железы выделять гормоны, влияющие на поведение. У колюшки, например, гормональные сдвиги предрасполагают рыб к миграции в мелководные участки, где под влиянием более высокой температуры и зрительных стимулов (вид водных растений) включается программа брачного поведения.

Под воздействием общих внешних стимулов самцы и самки некоторых видов совершают удивительные миграции и проявляют необыкновенную способность к ориентировке. К наиболее изученным примерам относятся миграции лососевых рыб. Эти рыбы живут в море, пока не приблизится время нереста. Все пять видов тихоокеанских лососей один раз в жизни мигрируют из моря в верховья небольших рек; там они мечут икру и погибают. Атлантический лосось возвращается к местам нереста ежегодно. В период нереста каждая особь направляется к устью той самой реки, в которой она вывелась, и плывет вверх по течению, всегда поворачивая в нужную сторону в устьевых частях притоков, пока не дойдет до нерестилища. Как показали сложные эксперименты, разным рекам свойственны различные запахи, зависящие от мест, по которым протекают их воды, и лососи ориентируются по этим запахам. Молодые особи «запоминают» характерный запах вод, в которых они вывелись, и реагируют на этот раздражитель во время нерестовой миграции. По-видимому, сходными, но еще не вполне выясненными стимулами руководствуются угри, которые направляются из рек Европы и Америки через Атлантический океан к своим нерестилищам в Саргассовом море, откуда молодь подхватывается Гольфстримом и возвращается в пресные воды.

У многих животных, однако, встреча особей разного пола происходит в результате реакции на сигналы, подаваемые одним из будущих партнеров. Широко используются химические, звуковые и зрительные сигналы. Большую известность получили аттрактанты, выделяемые самками ночных бабочек. Это более или менее специфичные для данного вида летучие вещества, секретлируемые особыми железами брюшка (они относятся к категории *феромонов*, т. е. секретов, служащих для передачи сообщений особям того же вида). Феромон тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) представляет собой ненасыщенный спирт с неразветвленной цепью из 16 атомов углерода. Это вещество, называемое *бомбиколом*, привлекает самцов с наветрен-

ной стороны; для этого достаточно, чтобы на каждую обонятельную клетку самца через каждые 2 с воздействовала одна молекула аттрактанта.

Позвоночные тоже выделяют феромоны — либо с экскрементами, либо при помощи особых желез, расположенных на ступнях ног, около глаз или рогов (рис. 524), у основания хвоста



Рис. 524. Самец антилопы *Cervicapra*, оставляющий метку на дереве с помощью секрета пахучей железы, расположенной перед глазом.

или вокруг анального отверстия. Иногда эти вещества служат не только для привлечения особей другого пола, но также для метки территории и для ориентировки.

Звуковые сигналы играют первостепенную роль у насекомых, лягушек и птиц. Сверчки и кузнечики при ухаживании издаются высокочастотные звуки, привлекающие самку. Самцы производят эти звуки путем трения «смычка», находящегося на одном крыле, о специальную шероховатую поверхность на другом или путем трения ног о сложенные передние крылья (рис. 525). Самки реагируют только на стрекотание самцов того же вида. У лягушек и жаб также имеются весьма характерные для каждого вида звуки, с помощью которых самцы в весеннее время привлекают самок в места размножения. Звуковые сигналы всех этих животных обеспечивают не только встречу особей разного пола, но и предотвращают гибридизацию, поскольку самки реагируют только на сигналы самцов своего вида.

Зрительные сигналы особенно характерны для рыб и птиц. Самец колюшки исполняет «зигзагообразный танец», чтобы заставить самку приблизиться, а затем ведет ее к подготовленному гнезду. Птицам, обитающим на открытых пространствах — в тундре, степях

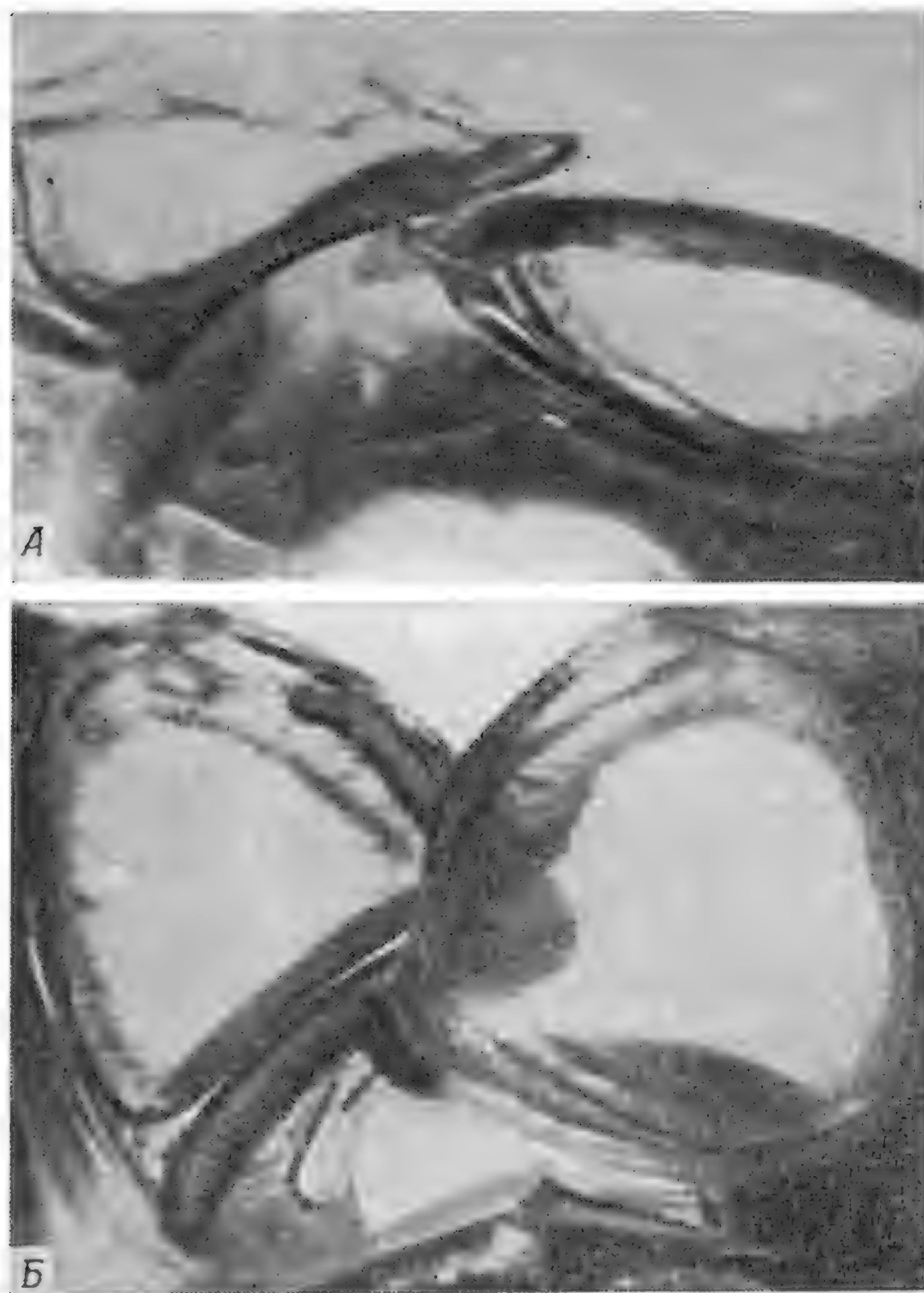


Рис. 525. Звукоиздающий аппарат *Pterophylla camelifolia*.

А. «Смычок», соприкасающийся с шероховатым участком крыла (вид сзади; увеличено). Б. То же в еще более увеличенном виде; видны «зеркальца».

и т. п., — свойственны определенные демонстрационные движения (например, они поднимают крылья, выставляя напоказ лежащие под ними ярко окрашенные части тела).

После того как самец встретится с самкой, нужно еще обеспечить надлежащую реакцию последней, особенно в тех случаях, когда должно произойти спаривание. Для спаривания необходим физический контакт, а контакт во всех других ситуациях трактуется как прямое нападение хищника. Во время спаривания животные очень легко возбудимы, особенно самка, самцы же более агрессивны. Не удивительно поэтому, что активная роль в «ухаживании» принадлежит обычно самцам. Понятно и то, что самке в основном приходится действовать умиротворяюще, чтобы умерить агрессивность самца. Рассмотрим эти формы поведения на ряде примеров.

У кряквы, так же как и у некоторых других диких уток, имеется 10 поз ухаживания, которые

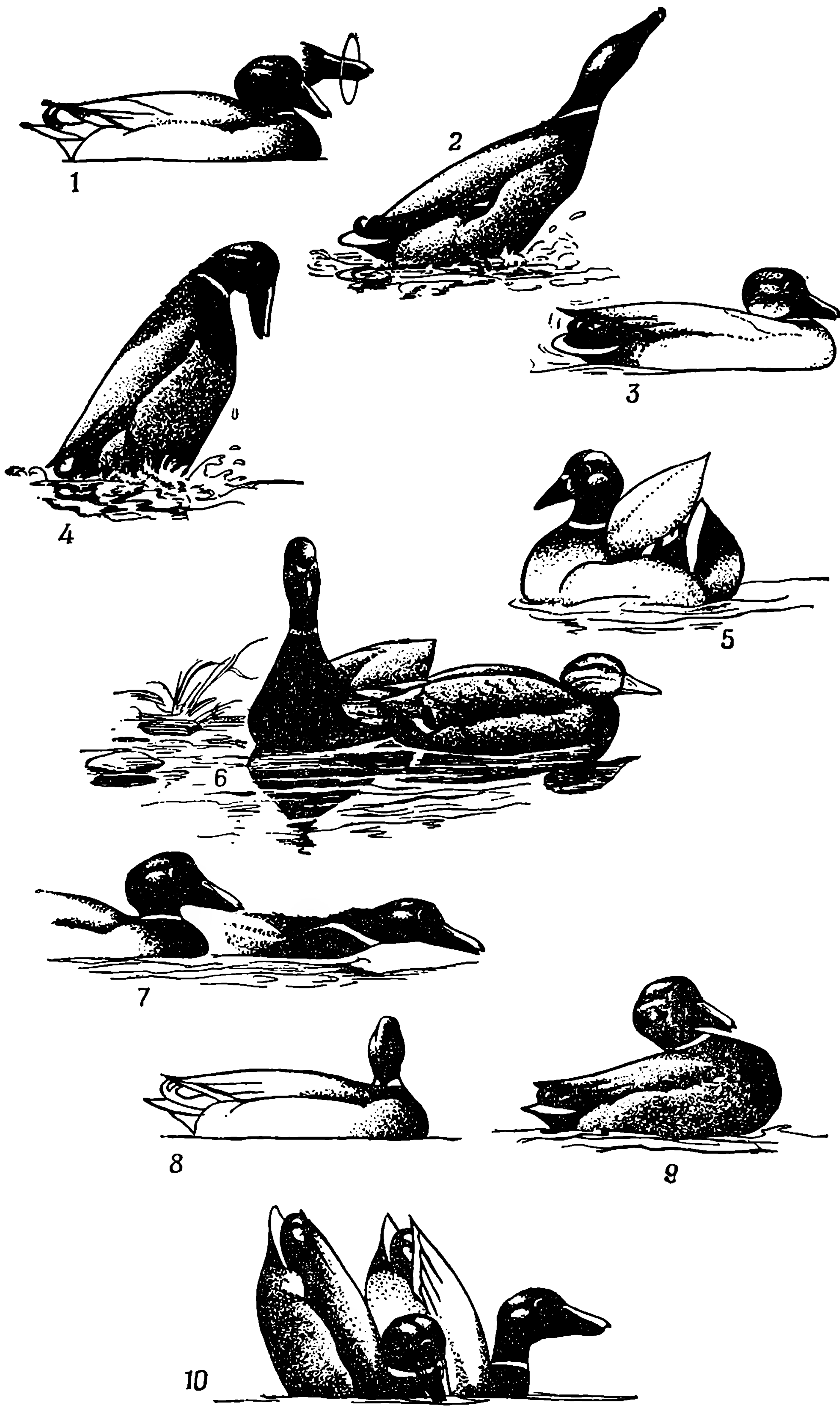


Рис. 526. Десять поз, связанных с ухаживанием, у кряквы (они свойственны всей группе уток, питающихся на поверхности воды и имеющих общее происхождение).

принимает самец, одетый в яркий брачный наряд (рис. 526). У других уток позы те же, но последовательность их иная, характерная для каждого вида. Серебристые чайки сообщают о своей готовности к копуляции, ритмично поднимая и опуская голову (рис. 527). У обыкновенной чайки «умиротворяющей» позой служит такое положение головы, при котором угрожающая коричневатая «лицевая маска» не видна партнеру. Умиротворяющее поведение самок играет особенно важную роль у тех видов, у которых оперение обоих полов почти одинаково. В период спаривания самец ведет себя очень агрессивно, и самка, чтобы не подвергнуться нападению,

должна каким-то образом показать, что она принадлежит к женскому полу. У некоторых видов самки с этой целью имитируют поведение птенцов; нередко в ответ на это самец начинает кормить самку. У этих видов кормление — один из обычных элементов ухаживания.

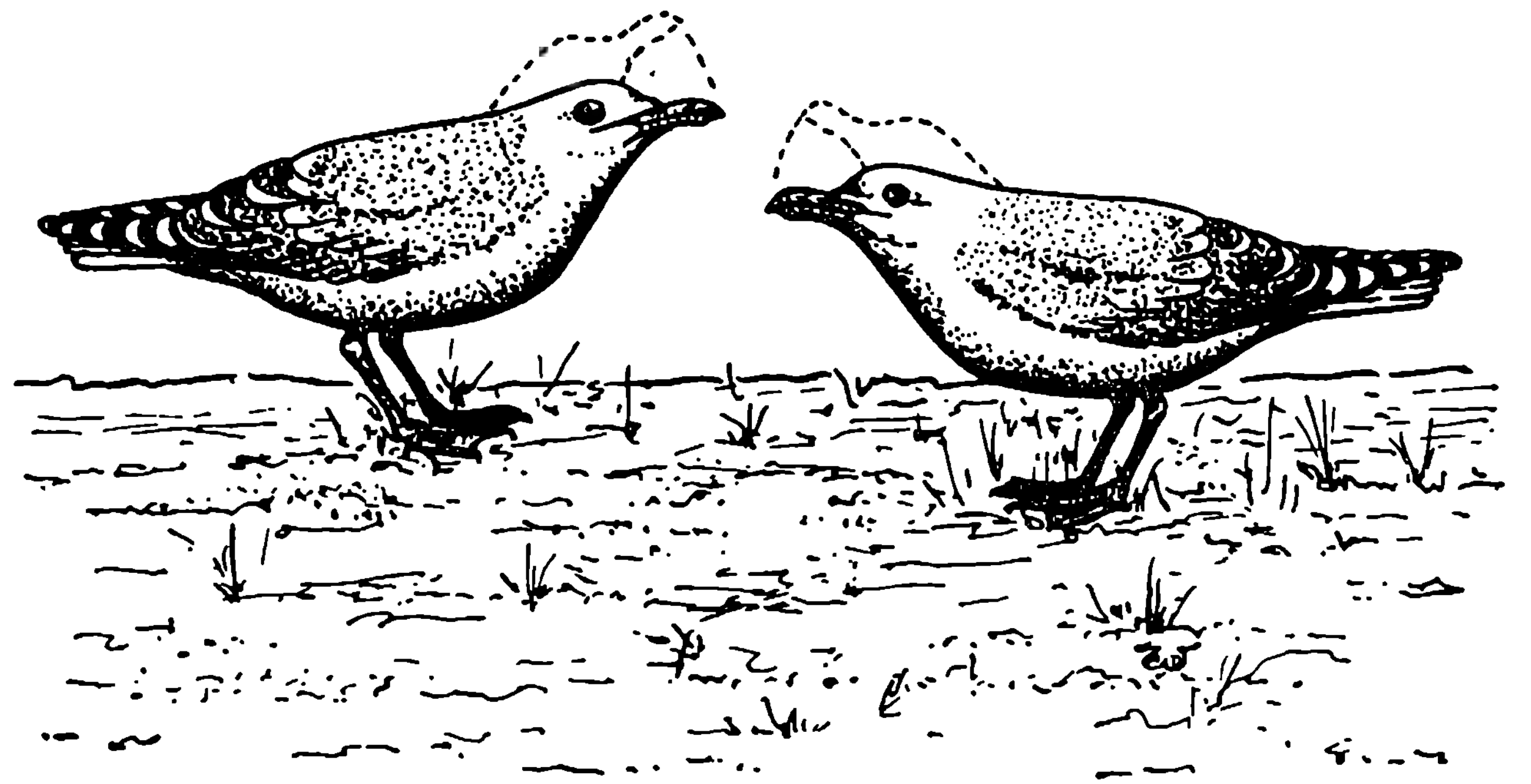


Рис. 527. Движения, совершаемые серебристыми чайками перед спариванием.

У рыб и птиц большинство элементов демонстрационного поведения, связанного с выражением угрозы или «ухаживанием», выработалось в процессе эволюции из интенционных движений, неуместных действий и вегетативных реакций. *Интенционные движения* — это неполные и слегка видоизмененные фрагменты действий, которые при других обстоятельствах осуществляются полностью. Например, демонстрационные движения, показанные на рис. 529, произошли от взлетных прыжков. *Неуместными действиями* называются нормальные акты, совершаемые вне обычной для них ситуации. В конфликтных ситуациях многие животные и люди производят какие-нибудь действия, не имеющие отношения к текущим обстоятельствам; например, человек кусает ногти, чайка без надобности чистит клювом перья, другие птицы пьют воду во время действий, никак с этим не связанных. У некоторых птиц на основе чистки перьев выработались сложные формы демонстрационного поведения. В других случаях такую основу составляют вегетативные реакции — дефекация или мочеиспускание. Так или иначе у различных животных возникли ритуалы, играющие роль сигналов.

У многих животных естественным следствием половых отношений является семейный образ жизни — связь между самцом, самкой и детенышами. Основу семейных отношений составляет устройство норы или гнезда, добывание пищи и защита молоди. По мере изменения этих отношений изменяется и поведение. Когда в гнезде находятся яйца, птица должна выси-

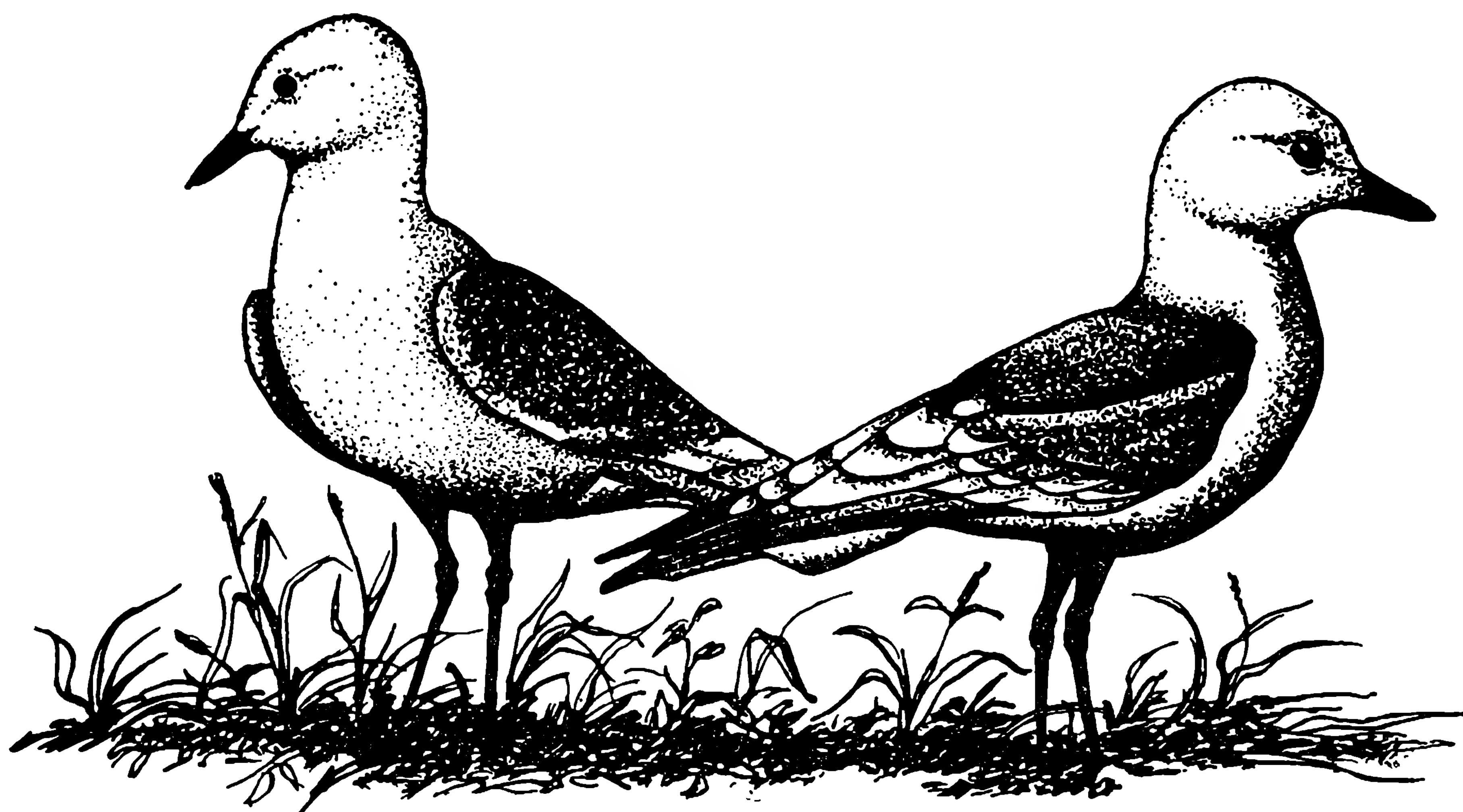


Рис. 528. Одна из сигнальных поз моёвки (*Rissa tridactyla*).

Большинство чаек принимает эту позу только при ухаживании (отворачивая голову и клюв с их угрожающей окраской, птица «умиротворяет» партнера, склонного к агрессии). У моёвки эта поза имеет еще одно назначение: ее принимают птенцы в гнезде для «умиротворения» вторгающихся чужаков.

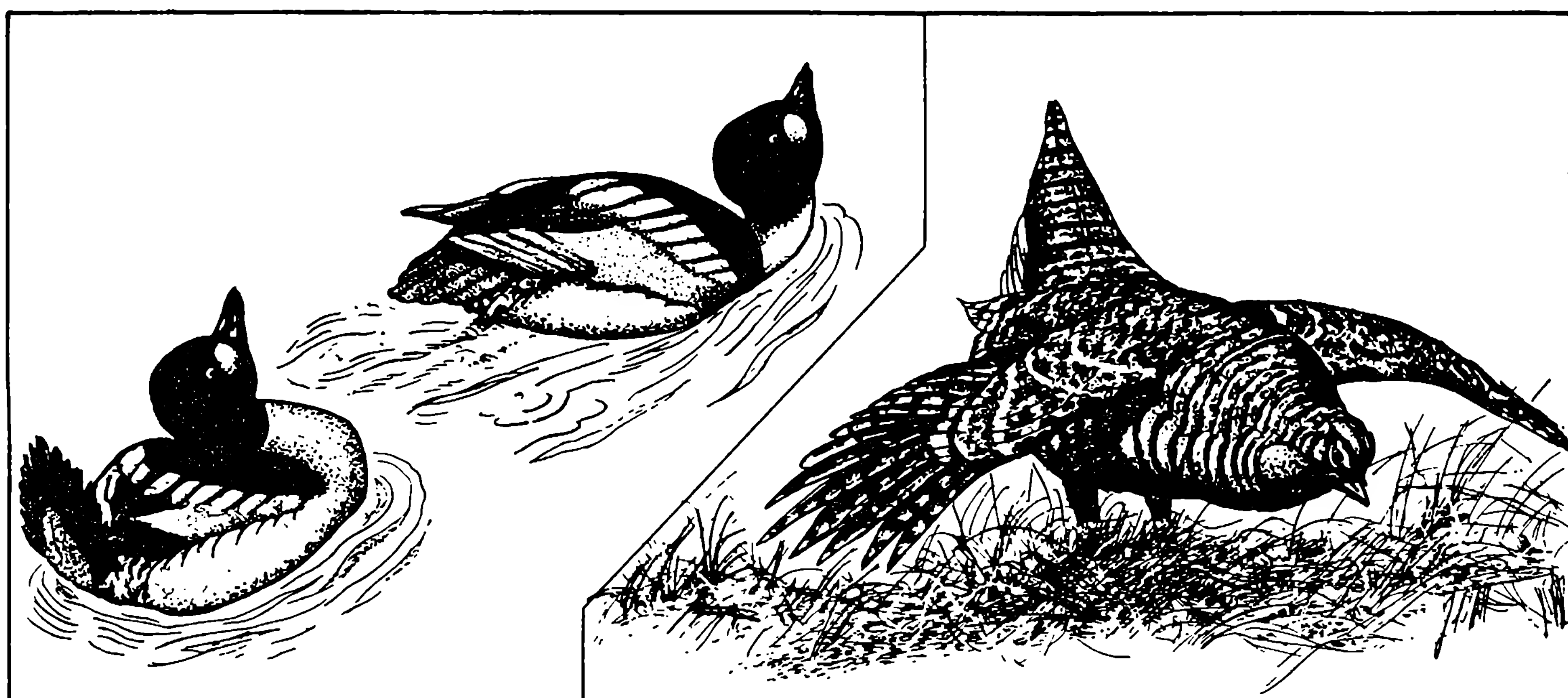


Рис. 529. Примеры демонстрационных движений у птиц; по всей вероятности, эти движения происходят от взлетного прыжка.

живать птенцов, а когда они вылупятся — кормить их. У чайки насиживание определяется не только секретией пролактина, но и зрительными стимулами, получаемыми от яиц. В начале этого периода чайка откажется насиживать яйцо, из которого доносится писк птенца, но позже, незадолго до момента вылупления птенцов, она примет его. Это изменение в поведении связано с определенными гормональным изменением и со слуховыми стимулами от птенца, находящегося в яйце. Еще позднее вид битой скорлупы побуждает чайку выбросить ее из гнезда.

Для нормальных взаимоотношений между родителями и молодью необходимо подавление определенных тенденций. Обычно взрослый хищник воспринимает всякое мелкое животное как пищу, а детеныш видит в каждом крупном животном врага. Очень интересные примеры подавления неуместных реакций наблюдаются

у рыб. Некоторые хромисы (сем. Cichlidae) носят мальков во рту; в это время взрослая рыба вообще не кормится. Описан забавный случай с самцом одного вида хромисов, представители которого каждый вечер переносят молодь в «спальню» — ямку, вырытую в песке. Этот самец собирал в рот мальков, хватая по одному отбившихся в сторону, и вдруг увидел червя; чуть помедлив в нерешительности, он наконец выплюнул мальков, схватил и проглотил червя, а затем снова начал собирать молодь, чтобы перенести ее в ямку.

Необходимы и иные взаимодействия между родителями и молодью. Многие птицы не кормят птенцов, если те не открывают ртов или не просят пищи каким-то другим способом. Стимулом для такой реакции птенцов служит появление головы родителя над гнездом, сотрясение гнезда, когда на него садится взрослая птица, или (у морских чаек) — особый крик

Рис. 530. Дерущиеся маралы.

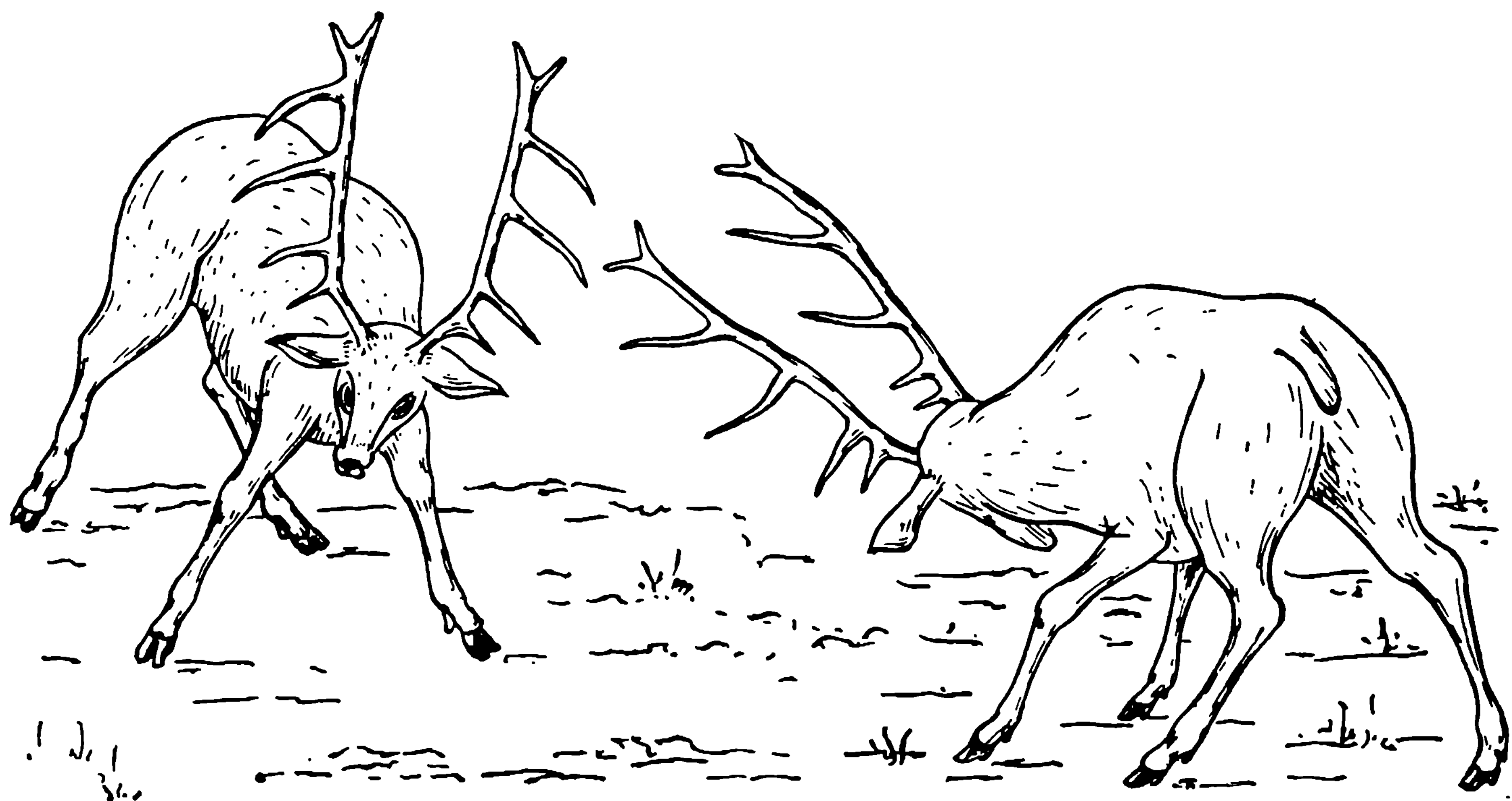
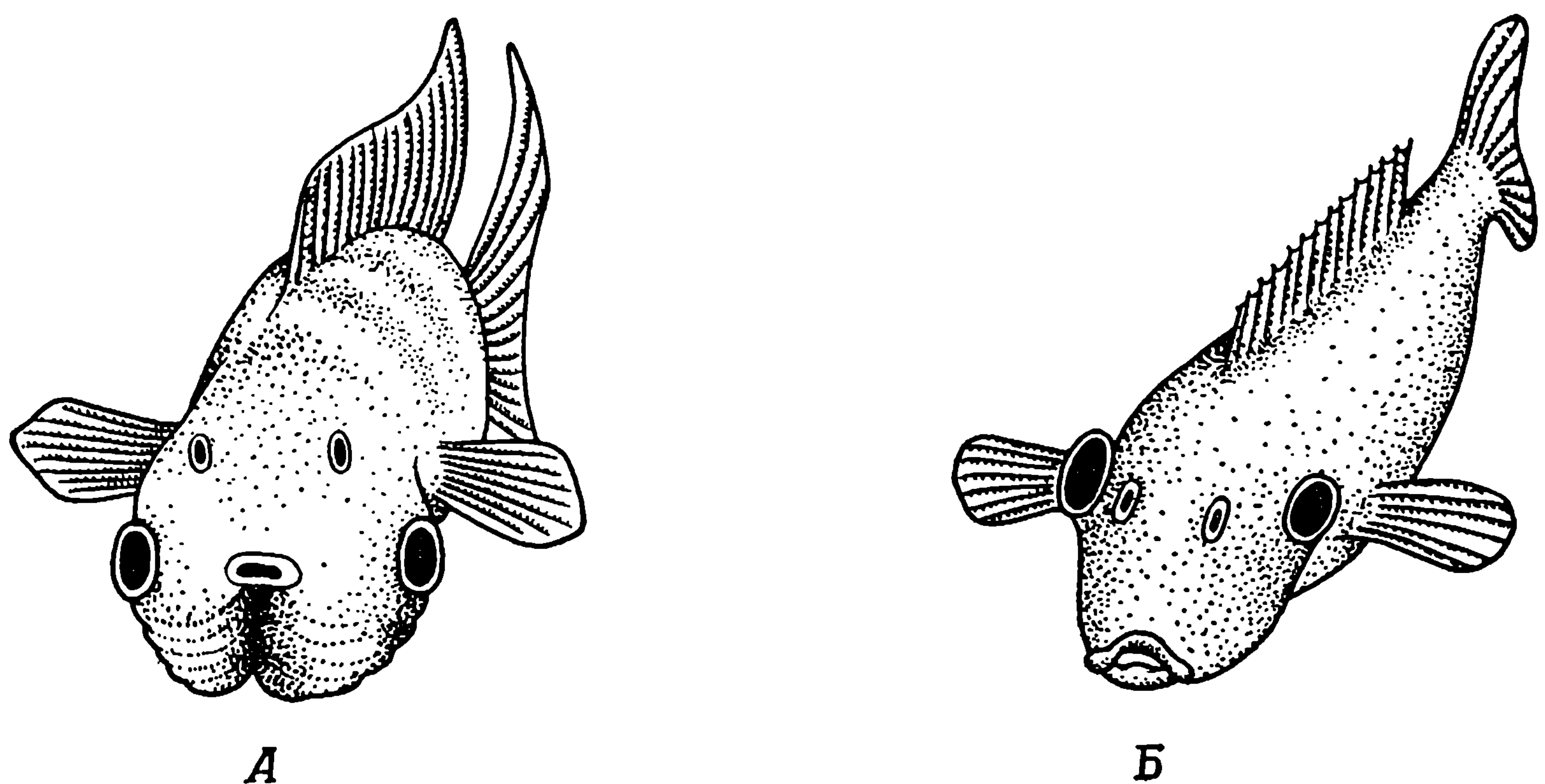


Рис. 531. Угрожающие позы у *Cichlasoma meeki* (А) и *Hemichromis bimaculatus* (Б).



родителя; кроме того, птенцы чайки, как уже говорилось, реагируют на вид родительского клюва.

Более обширные группы могут состоять из семей или же из особей, не объединенных в семьи. К общеизвестным крупным группировкам относятся стаи птиц, косяки рыб и стада млекопитающих. Объединение в группы дает ряд преимуществ. Например, группа более чутко реагирует на опасность, чем одиночное животное: то, чего не заметит одна особь, увидит другая — и все обратятся в бегство. Нередки объединения неродственных между собой видов. В смешанных группировках, состоящих из павианов и чернопятых антилоп, или пала, зоркие павианы сигнализируют о видимой опасности, а обладающие острым обонянием антилопы — о скрытой. Группа обеспечивает более надежную защиту от нападения. Классическим примером служат стада мускусного

овцебыка, где самцы в случае опасности образуют кольцо вокруг телат и самок. Группа способна также осуществлять совместное нападение. Наиболее обычным примером служит групповое нападение мелких птиц на ворон, сов и ястребов. Совместная охота у волков и львов доведена до высокой степени совершенства. Возникновение стаи и сохранение ее целостности связано с непрерывным обменом информацией между ее членами. Само объединение осуществляется на основе зрительных, звуковых или химических сигналов.

Еще одну форму группового поведения, имеющую приспособительное значение, составляют бои и турниры, связанные либо с размножением, либо с установлением «ранга» особей в группе. При этом используются самые различные средства — от зубов, рогов или копыт до простых угроз (рис. 530). Драки редко кончаются гибелью кого-то из участников. Поэто-

му угрозы как подлинные, так и чисто показные, которые часто, особенно у рыб и птиц, рассчитаны на зрительное восприятие, а у млекопитающих связаны с воздействием на обоняние, приводят практически к одинаковым результатам. В случае «зрительной» угрозы животные принимают агрессивные позы и выставляют напоказ части тела, имеющие яркую или контрастную окраску. Малиновки демонстрируют свою красную грудь, а некоторые рыбы сем. Cichlidae — черные жаберные крышки с золотистыми краями (рис. 531); собаки выпускают мочу, бурые медведи трутся спиной о дерево, некоторые антилопы метят деревья пахучим секретом желез, расположенных впереди глаз (рис. 524).

В результате боев между соперниками размножающиеся пары оказываются достаточно обособленными, и это в конечном счете приводит к более равномерному распределению пищи, обеспечивает большее пространство для каждой семьи и предотвращает нецелесообразное беспорядочное спаривание между разными особями.

Благодаря пространственному обособлению каждая пара имеет собственную *территорию*, с которой она прогоняет вторгающихся особей того же вида. Размеры территории могут быть самыми различными — от очень малых, как, например, у чаек на гнездовье, до весьма обширных, как у крупных хищников. У чаек, как и у многих других птиц, гнездящихся колониями, граница территории определяется расстоянием, на котором одна птица может клюнуть другую, не сходя со своего гнезда; такая территория представляет собой небольшой круг, в центре которого находится гнездо.

В большинстве случаев территория более обширна, чем гнездовой участок; территория — это вся площадь, на которой добывается пропитание. Поэтому размеры ее отчасти зависят от характера пищи. Крупным хищникам иногда приходится охотиться на больших пространствах, чтобы добывать нужное количество пищи, тогда как травоядные обычно довольствуются сравнительно небольшим участком. Размеры территории зависят также от топографии местности, т. е. от величины практически имеющегося пространства; они, по-видимому, не изменяются при изменении плотности популяции. Существуют «психологические» факторы, от которых зависит абсолютный предел возможного уменьшения территории.

У животных, образующих высокоорганизованные сообщества, существует также общая территория, принадлежащая всему сообществу, а не паре особей. Стадо павианов может зани-

мать территорию от 7 до 15 км². Местоположение и размеры территории обычно неизменны для каждой группы. Каждое поколение научается не выходить за пределы территории своего общества. При достаточном количестве воды и пищи разные стада могут никогда не встречаться друг с другом. У видов, которые ведут древесный образ жизни и которым листва деревьев не дает возможности обозревать местность, расстояние между стадами поддерживается на основании звуковых сигналов. Например, обезьяны-ревуны каждое утро в течение примерно получаса протяжным ревом оповещают другие стада о своем местонахождении. При недостатке жизненных ресурсов (например, при наличии лишь одного водоема в местности, населенной павианами) стада могут встречаться, но при этом не смешиваются.

У других общественных животных, например у луговых собачек (род грызунов), общая территория подразделяется на постоянные семейные участки. Невольно напрашивается параллель с образом жизни людей: если стада павианов напоминают кочевые племена, то луговые собачки похожи на городских жителей, занимающих отдельные квартиры.

Хотя для каждого вида характерны определенные размеры территории, расположение и границы каждой конкретной территории усваиваются обычно индивидуально. Как уже говорилось, животные метят занятые ими территории и во многих случаях энергично защищают их.

Существует еще один способ распределения доступной среды, который можно назвать *временным распределением*. Он связан с установлением *иерархии* в группе, занимающей общую территорию. Ни одна особь не считает какой-либо участок своим собственным, и каждое животное пользуется им лишь короткое время; однако не все места одинаково доступны всем особям. Доминирующие члены группы забирают себе лучшие участки, а особи, занимающие более низкое положение в группе, должны ждать своей очереди.

Изучение взаимоотношений между особями в сообществах животных было начато на курах. Оказалось, что в каждом стаде кур одна особь обычно доминирует над другими; она может клевать любую другую курицу, не получая сдачи. Следующая по порядку доминирования курица может клевать всех, кроме первой; за ней идет третья и т. д. Такая иерархия устанавливается в семье растущих цыплят постепенно, в результате индивидуальных столкновений, в которых выясняется, кто кого может безнаказанно клевать. После установления иерар-

хии драки почти прекращаются и каждая особь «знает свое место». Если стадо пополняется новым членом, то он должен передрасться со всеми остальными, чтобы определить свое положение.

Иерархическая организация свойственна почти всем стадным животным. Среди позвоночных она достигает наивысшего развития в стадах приматов. Один из самцов завоевывает доминирующее положение благодаря своей физической силе, агрессивности и победам в драках; это позволяет ему господствовать над своим непосредственным окружением. Однажды заняв такое положение, самец в дальнейшем поддерживает его уже не драками, а чисто символическими угрозами; эти угрозы представляют собой ритуализированные формы поведения, развившиеся из подготовительных движений, связанных с дракой, — подобно тому как человек грозит своему врагу кулаком.

У павианов наблюдается дальнейшее усложнение иерархии: несколько самцов могут объединяться в «правлящую клику». Вне этой группы может оказаться самец, способный в драке один на один одолеть каждого из ее членов, но все вместе они противостоят ему.

Каждое животное выясняет для себя свое место в иерархии и в случае вызова со стороны члена сообщества, занимающего более высокое положение, принимает особую «позу подчинения» — приподнимает заднюю часть своего тела. У более агрессивных видов приматов общественное значение приобрели чистка и облизывание, в основе своей являющиеся гигиеническими процедурами; при этом доминирующая особь чаще выступает в пассивной, нежели в активной роли.

У приматов единство группы и степень доминирования выражены тем сильнее, чем больше опасностей может угрожать данному виду. Например, гориллы, чувствуя себя в большей безопасности, чем павианы, гораздо менее агрессивны (вопреки их грозному внешнему виду и распространенным легендам) и ведут значительно более спокойную жизнь. У них есть доминирующие самцы, играющие роль вожаков, но дело обычно обходится без насилия. Напротив, павианы и макаки подвергаются многочисленным опасностям и в связи с этим очень агрессивны. Драчливость легко могла бы приводить к распаду сообщества, если бы в нем не поддерживалась некоторая «дисциплина»; именно этой цели и служит иерархия особей. Таким образом, основу сообщества составляют не половые отношения, как некогда полагали, а необходимость защиты от врагов. Совершенно очевидно, что доминирующие самцы играют важную роль в защите стада. При передвиже-

ниях стада эти самцы идут впереди, другие самцы охраняют тыл, а самки и детеныши находятся под защитой в середине стада. В случае опасности все самцы выступают единым фронтом.

Несмотря на внешнее сходство в общественной организации людей и нижестоящих приматов, рассмотрев табл. 17, мы увидим, насколько велики в действительности различия между ними.

332. ОБЩЕСТВЕННЫЕ НАСЕКОМЫЕ

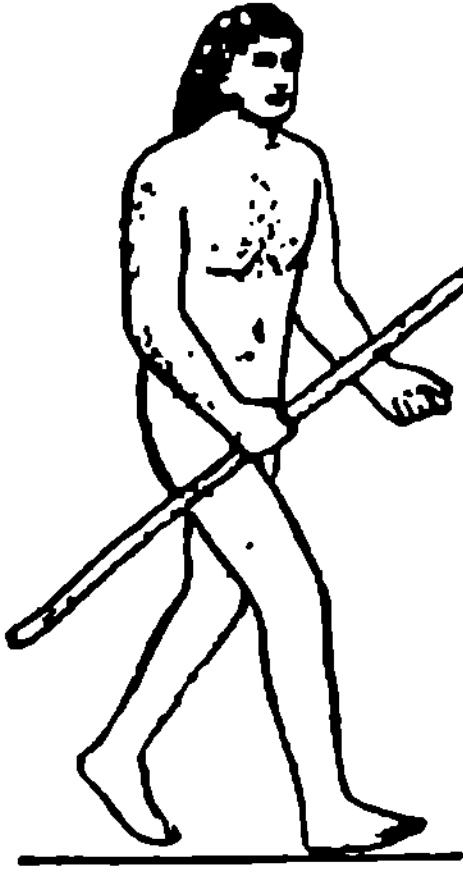
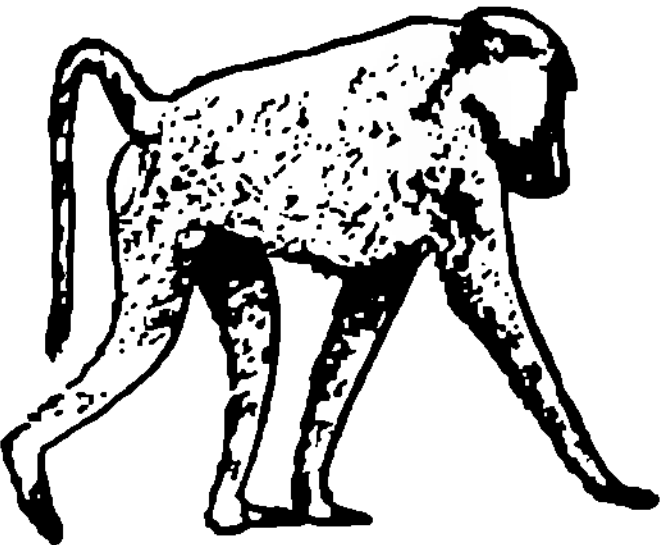
К древнейшим и наиболее высокоразвитым сообществам животных относятся колонии общественных насекомых. Они существовали еще 300 млн. лет назад. В процессе эволюции общественный образ жизни возникал многократно. У насекомых, отдельные особи которых обычно недолговечны, такой образ жизни стал возможным благодаря увеличению продолжительности жизни размножающихся особей. Сначала потомство нуждалось в родителях, а затем родители оказались в зависимости от потомства.

Среди ныне существующих видов можно найти различные переходные ступени между одиночным и общественным образом жизни. У одиночных насекомых встречаются три различных уровня отношений между родителями и потомством: некоторые насекомые, например комары и стрекозы, откладывают яйца в любых случайных местах и оставляют их на произвол судьбы; другие, например бабочки и мясные мухи, откладывают яйца на объекты, могущие служить пищей для их личинок; третьи — такие, как одиночные роющие осы, — выкапывают ямку, кладут в нее пищу (парализованных пауков, гусениц и т. п.), а затем откладывают яйцо, заделывают входное отверстие и удаляются. Наконец, некоторые насекомые не только заготавливают пищу, но и остаются, чтобы охранять гнездо или молодое потомство. Примеры подобных отношений можно найти у жуков-навозников, к которым относится, в частности, египетский священный скарабей (*Scarabaeus sacer*). У некоторых видов самка собирает навоз, скатывает из него шарик, роет ямку, закатывает в нее навозный шарик, откладывает яйца и уходит. У других видов в этом участвует и самец: он охраняет шарик, пока самка выкапывает нору. У третьих видов оба родителя роют камеры, запасают в них навоз, на который самка откладывает яйца, и охраняют их до момента вылупления личинок; после этого все расходится в разные стороны.

Настоящие общественные насекомые непрерывно ведут заготовку пищи, а молодые особи

ТАБЛИЦА 17

Сравнение поведенческих и экологических особенностей обезьян и первобытного человека¹

Экология				Экономическая система	
	численность группы, плотность популяции и размеры используемой территории	жилища	структура популяции	питание	экономическая зависимость
	Обычны группы по 50—60 индивидуумов, но величина группы сильно варьирует; 1 индивидуум на 12—25 км ² . Территориальные права; защита границ от вторжений	В течение разных сроков группа занимает места, приспособленные для жилья, где ухаживают за больными и хранят запасы пищи	Племенная организация местных экзогамных групп	Всеядны. Пища делится между членами группы. Мужчины занимаются охотой, женщины и дети — собиранием пищи	Дети в течение многих лет зависят от взрослых. Созревание мужчин определяется биологическими и культурными факторами. Охота, создание запасов и распределение пищи
	В группе от 10 до 200 особей; 4 особи на 1 км ² . Территория 8—15 км ² ; территория не защищается	Отсутствуют; больные и раненые особи передвигаются вместе со стадом	Небольшие скрещивающиеся внутри себя группы	Почти всецело растительноядны. Распределение пищи, так же как и разделение труда, отсутствует	Детиныши после отъема от груди матери добывают пищу самостоятельно. Полная зрелость определяется биологическими факторами. Охота, создание запасов и распределение пищи отсутствуют
Общественная система					
Организация	Управление	Половое поведение	Отношения между матерью и потомством	Игры	Обмен информацией
Общины находятся во взаимной зависимости и не жестко фиксированы (полуоткрытая система). Подгруппы основаны на родстве	Основано на обычаях	Реактивность женщин не ограничена определенными периодами. Семья основана на длительных отношениях и запрете кровосмешения	Длительные. Маленькие дети беспомощны и всецело зависят от взрослых	Совместные; широко используются также неодушевленные предметы	Языковая связь внутри группы. Язык играет первостепенную роль в развитии религии, искусства и технологии и в координированных совместных действиях большого числа индивидуумов
Стада совершенно самостоятельны и закрыты для посторонних особей. Образуются временные подгруппы, объединяющие особей по возрасту и на основе индивидуальных склонностей	Основано на физическом доминировании	Периоды эструса у самок; самки спариваются с различными самцами. Длительные половые отношения отсутствуют	Интенсивные, но кратковременные; детиныши хорошо развиты и лишь частично находятся под контролем матери.	Главным образом совместные и «исследовательского» типа	Сигнализация видоспецифична, основана главным образом на жестах и всегда непосредственно относится к данной конкретной ситуации

¹ Эта таблица, где сопоставлены человек и обезьяны, показывает, что, хотя обезьяны часто могут казаться весьма «человекоподобными», их поведение глубоко отличается от поведения людей. Здесь приведены особенности павианов (типичные для обезьян вообще), по данным лабораторных и полевых исследований, и особенности *Homo sapiens* в период до появления сельского хозяйства. Можно видеть, что даже первобытный человек существенно отличается по своему поведению от остальных приматов.

участвуют в уходе за личинками следующего поколения. Наиболее высокоразвитые и сложные колонии образуют общественные термиты, муравьи и пчелы. Сообщества всех этих насекомых организованы по принципу «матриархата»: все члены колонии являются потомками одной самки и поэтому генотипически почти идентичны. Наибольшее разнообразие мы находим среди муравьев. Существуют бродячие муравьи, не имеющие постоянного гнезда; они передвигаются длинными колоннами, уничтожая на своем пути все, что пригодно в пищу, и отдыхая на временных бивуаках. Есть также муравьи, которые убивают взрослых особей других видов, уносят их личинок и в дальнейшем полностью зависят от «рабов», выводящихся из этих личинок. Другие муравьи собирают нектар и передают его специальным членам колонии, которые становятся живыми «бочками» с медом, подвешенными к потолку подземных камер. Существуют муравьи, питающиеся медвяной росой, выделяемой тлями; они уносят этих «муравьиных коров» в помещения для зимовки и защищают их от хищников. Некоторые муравьи нарезают кусочки листьев и в своих подземных ходах выращивают на этом субстрате чистые штаммы гриба, который используют в качестве пищи.

Особенно сложно организованы колонии медоносных пчел. Уникальной чертой этих общественных насекомых является способность членов колонии передавать друг другу информацию о местонахождении источников пищи. В нормальной колонии обычно имеется лишь одна репродуктивная особь — пчелиная матка; пока она здорова и делает свое дело, исправно функционирует и вся колония. Члены колонии все время получают информацию о самочувствии матки при помощи химического сигнала — особого секрета, выделяемого маткой и передаваемого ухаживающими за ней особями через других пчел всем жителям улья. Вообще *химические сигналы* играют важную роль в поддержании единства колонии. У входа в улей находятся пчелы, которые поддерживают ток воздуха изнутри наружу, чтобы запах улья мог служить ориентиром для возвращающихся домой пчел-сборщиц; чтобы подать сигнал тревоги, пчелы выпускают жало и машут крыльями, распространяя таким образом специфический запах; матка во время брачного полета привлекает трутней с помощью пахучих веществ, выделяемых железами верхних челюстей.

Одна из самых удивительных особенностей пчелиного сообщества — это система *передачи сообщений*, с помощью которых пчела может

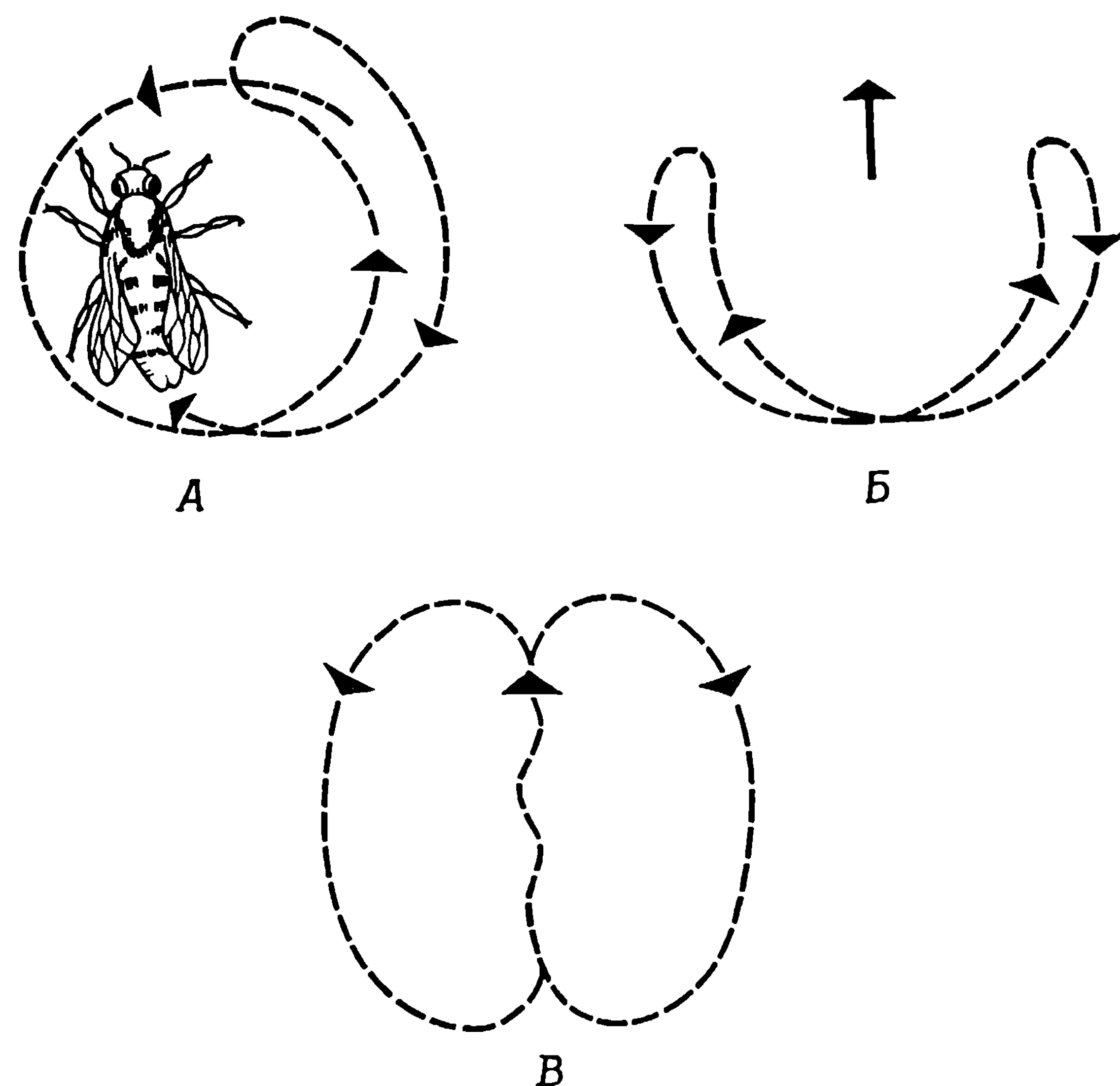


Рис. 532. Три вида «танцев», служащих для передачи сообщений у медоносной пчелы.

А. Движение по кругу. Б. Движение по серповидному пути. В. «Виляющий» танец.

направлять сборщиц к источнику корма или указывать место для основания новой колонии. Когда сборщица находит источник пищи на расстоянии менее 50—100 м от улья, она возвращается в улей и исполняет особый «круговой» танец (рис. 532). Другие сборщицы следуют за

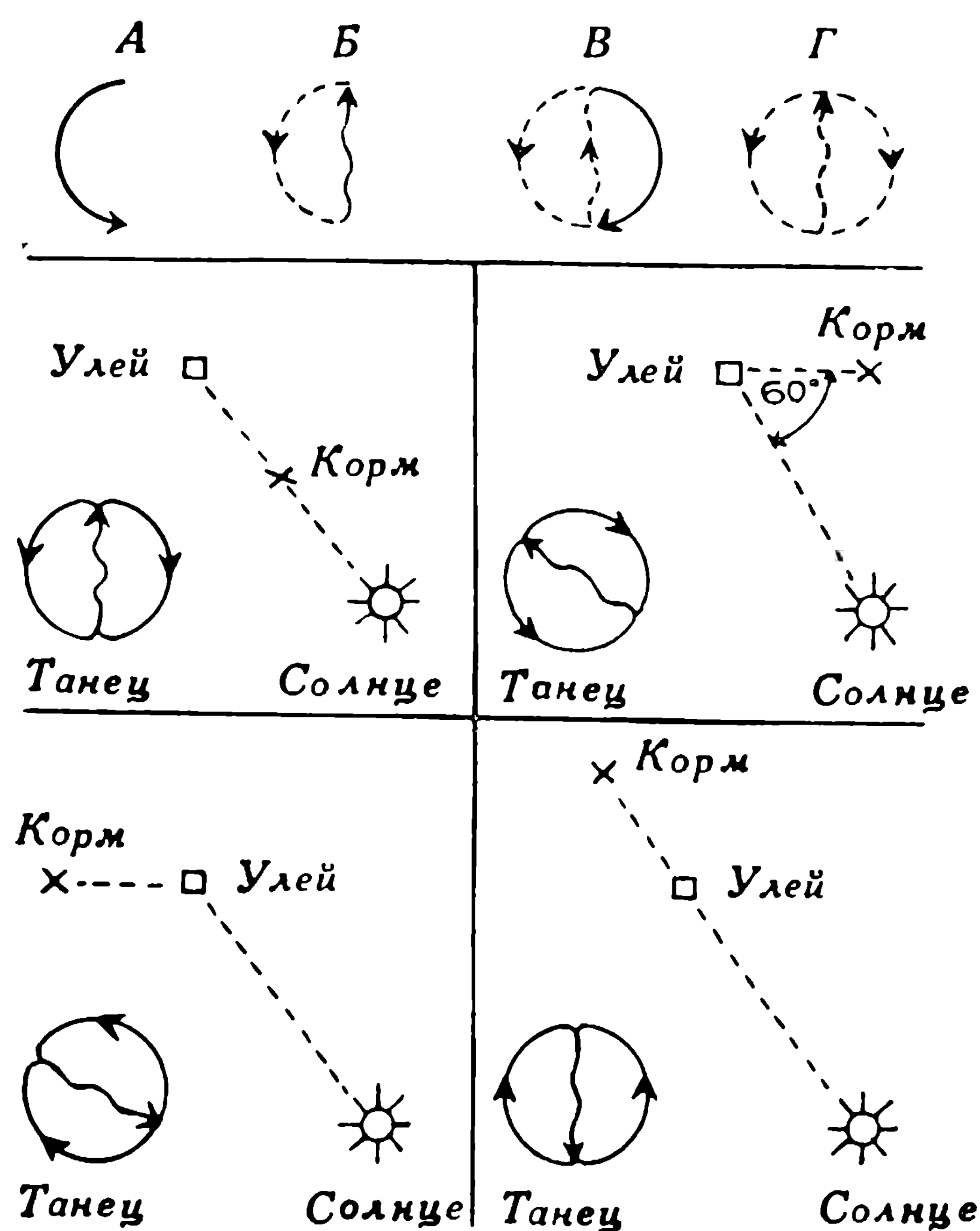


Рис. 533. Передача сообщений о направлении полета к корму при помощи «виляющего» танца у пчел.

ней во время этого танца и улавливают запах цветка, который она посетила.

Когда расстояние до источника пищи превышает 50—100 м, возвратившаяся пчела исполняет танец с виляющими движениями брюшка, который указывает направление полета к пище и расстояние до нее. При этом линия пробега имеет форму широкой восьмерки (рис. 533); проходя средний прямой участок «восьмерки», пчела виляет брюшком из стороны в сторону. Расстояние указывается числом прямых пробегов в единицу времени и числом боковых движений брюшка: чем дальше находится корм, тем меньше прямых пробегов и тем больше боковых движений. Таким способом пчела может сообщать о расстояниях до 11 км.

Направление полета к пище указывается направлением прямого пробега. При обычных обстоятельствах пчела исполняет свой танец на вертикальных сотах в темном улье. Если к пище нужно лететь от улья прямо в сторону солнца, прямой пробег направлен вертикально *вверх*; если же пища находится в противоположной стороне, прямой пробег направлен вертикально *вниз*. Если к пище нужно лететь под некоторым углом к направлению на солнце, прямой пробег образует соответствующий угол с вертикалью (рис. 533). Иными словами, зрительный угол, который направляет полет, преобразуется в угол между линией пробега и направлением силы тяжести.

Слаженная и четкая организация колоний общественных насекомых нередко вызывает желание сравнивать их с общественными группировками людей. Черты сходства между теми и другими действительно существуют. Интересно провести следующие сопоставления:

1) колонии насекомых возникают из отдельных семей, состоящих из одной самки и ее потомства, и от них часто как бы отпочковываются новые колонии (роение муравьев и пчел); человеческое общество вначале также зарождалось из обособленных семей, но в дальнейшей истории это уже не повторяется; 2) человек имеет традиции, передающиеся из поколения в поколение; насекомые (муравьи) передают потомству культуры грибов и «недвижимость» (территорию, на которой члены колонии добывают пищу); 3) человек пользуется орудиями; насекомые же не употребляют орудий, если не считать одного исключения: один вид муравьев пользуется своими личинками, выделяющими шелк, для скрепления листьев; 4) человек регулирует условия среды в своем жилище; пчелы и термиты также регулируют температуру в своих гнездах; 5) человек одомашнивает животных; муравьи заводят «домашних» тлей; 6) человек общается с себе подобными при помощи языка; пчелы и муравьи передают сообщения при помощи «танцев» и феромонов.

Радикальное отличие человека от общественных насекомых состоит в способе приспособления к различным условиям и ситуациям. Человек использует для этой цели свою высокую способность к обучению и абстрактному мышлению, что придает человеческому обществу гибкость и изменчивость. У насекомых в процессе эволюции вырабатываются различные генотипы и «касты» («солдаты», рабочие особи и т. д.), каждая из которых выполняет определенные функции, необходимые для существования всей колонии; поэтому сообщество насекомых имеет жесткую, фиксированную структуру.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

ГЛАВА XXV

РАЗМНОЖЕНИЕ

Если говорить о самой характерной особенности живых систем, которую можно было бы рассматривать как «сущность жизни», то это способность к самовоспроизведению, к продолжению своего вида. Даже мельчайшие вирусы, быть может не обладающие ни одним из других свойств живых организмов, способны воспроизводить себя, пусть с помощью клетки-хозяина. На молекулярном уровне процесс репродукции связан с уникальной способностью нуклеиновых кислот к самоудвоению, в основе которой лежит специфичность сравнительно слабых водородных связей между парами нуклеотидов. На уровне целого организма воспроизведение принимает весьма различные формы — от простого деления клеток у бактерий и других одноклеточных организмов (процесс, еще совсем не связанный с полом) до полового размножения высших растений и животных, невероятно сложного в структурном, функциональном и поведенческом аспектах. У высших животных размножение не сводится к одним лишь генетическим процессам — к передаче генетической информации от одного поколения к другому; оно связано также с эндокринной регуляцией овогенеза, овуляции и сперматогенеза; со сложными формами поведения, обеспечивающими одновременное выделение мужских и женских

гамет и их встречу, которая ведет к образованию оплодотворенного яйца, или зиготы, и, наконец, со сложнейшей цепью процессов развития и дифференцировки, в результате которых зигота превращается во взрослый организм.

Для сохранения каждого вида растений или животных необходимо, чтобы отдельные его представители размножались, производя новых особей для замены тех, которые погибли от хищников, паразитов или от старости. Процессы размножения у разных животных чрезвычайно разнообразны, хотя в общем существует два основных типа размножения: бесполое и половое. В *бесполом размножении* участвует только *одна* родительская особь, которая делится или почкуется, образуя две или большее число новых особей, идентичных по своим наследственным признакам родительской особи. Даже у высших животных встречается бесполое размножение; образование у человека однойяйцовых близнецов при разделении одной оплодотворенной яйцеклетки — это тоже своего рода бесполое размножение. В *половом размножении* всегда участвуют *две* особи; каждая из них дает специализированную клетку — гамету (яйцо или сперматозоид), которые сливаются друг с другом, образуя *зиготу*, или оплодотворенное

яйцо. Яйцо чаще всего представляет собой крупную неподвижную клетку, содержащую запас питательных веществ, которыми оно обеспечивает развивающийся организм, пока он не начнет получать пищу каким-нибудь иным способом. Сперматозоиды — это обычно очень мелкие клетки, снабженные длинным бичевидным хвостом, который позволяет им активно двигаться, приближаясь к яйцу. Биологическое преимущество полового размножения состоит в том, что при этом возможна рекомбинация лучших наследственных признаков обоих родителей, в результате чего потомство может оказаться более жизнеспособным, чем каждый из родителей. При половом размножении эволюция протекает значительно быстрее и эффективнее, чем при бесполом.

333. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполое размножение широко распространено во всех группах растений — у бактерий, водорослей, грибов, мхов и сосудистых растений, а среди животных — у простейших, кишечнополостных, мшанок и оболочников. Простейшая форма бесполого размножения состоит в том, что тело родительской особи расщепляется на две более или менее одинаковые части, каждая из которых дает новый целый и самостоятельный организм (рис. 534). Этот способ размножения, называемый *делением*, встречается главным образом у самых простых организмов — одноклеточных растений и животных. При этом клетка делится путем митоза.

Гидры и дрожжевые грибы размножаются *почкованием*: небольшая часть тела родительской особи отделяется (отпочковывается) и развивается в новую особь. Эта новая особь либо совсем порывает связь с родительской особью и начинает самостоятельное существование, либо остается прикрепленной к ней и становится более или менее независимым членом колонии.

Хвостатые амфибии, ящерицы, морские звезды и крабы обладают способностью отращивать новый хвост, новую конечность или какой-либо другой орган взамен утраченного. Когда эта способность достигает крайней степени развития, она становится способом размножения: тело родительской особи распадается на несколько частей, а затем каждая из них восстанавливает все недостающие части и превращается в целый организм. Такой способ размножения, называемый *фрагментацией*, обычен у плоских червей, а также у морских звезд: из одного луча звезды может регенерировать целая новая особь. Морских звезд нельзя уничтожать, разрубая их пополам и бросая обратно в море: та-

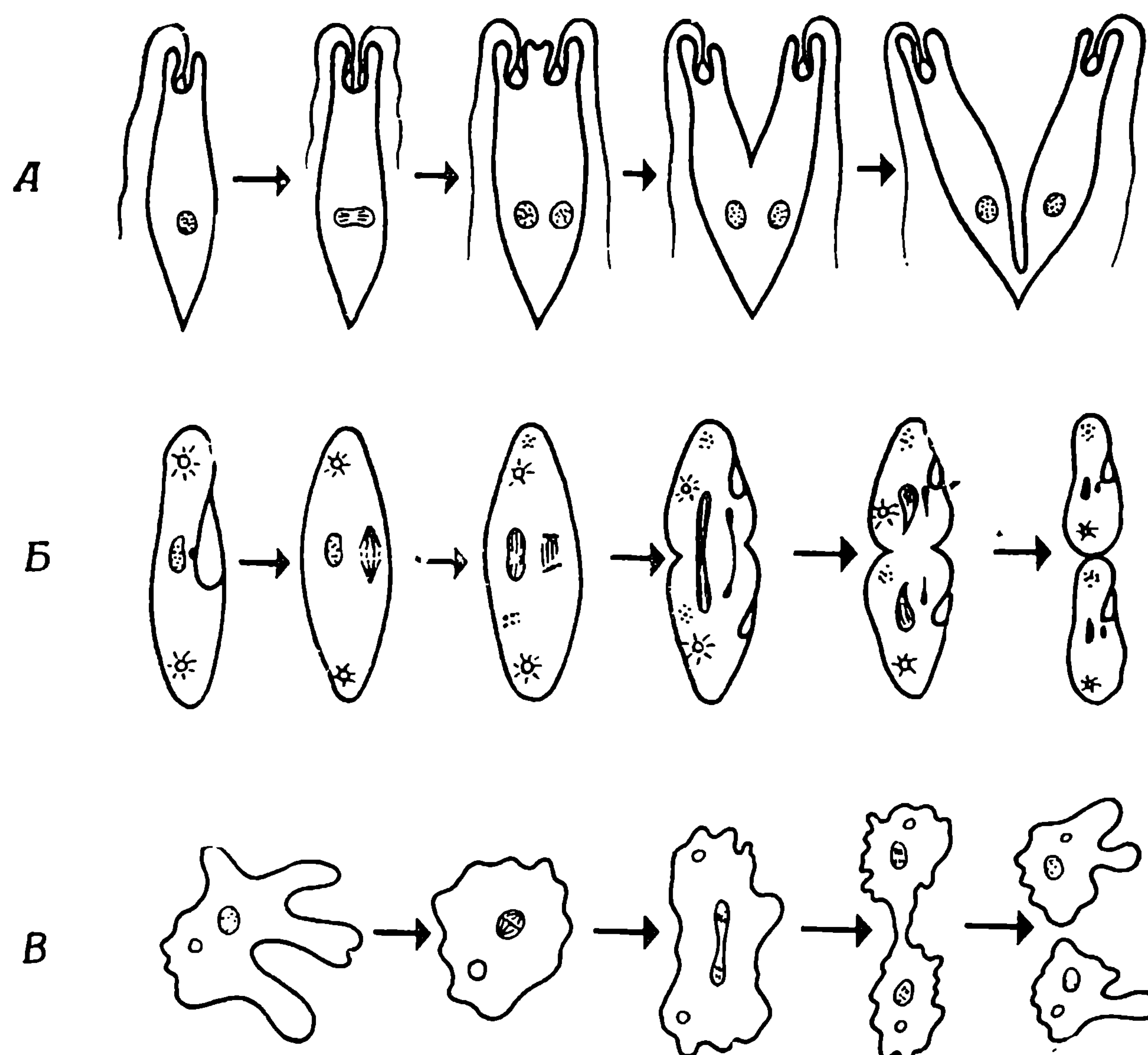


Рис. 534. Бесполое размножение у эвглены (А), парамеции (Б) и амебы (В).

Одна клетка делится на две путем митоза.

ким путем можно лишь удвоить число этих животных, наносящих ущерб устричному хозяйству.

Почти все растения на определенной стадии жизненного цикла размножаются бесполом путем при помощи *спор* — особых клеток, обычно имеющих защитную оболочку и способных выдерживать холод, перегревание, высыхание и иные неблагоприятные условия. Простейшие, относящиеся к классу спорозоов (Sporozoa), в фазе роста обычно существуют как внутриклеточные паразиты и размножаются спорами. Спорозооки вызывают ряд серьезных заболеваний, в частности *малярию* у человека и животных и *кокцидиоз* у кур. Спора, проникнув в клетку, становится трофозоитом (питающейся формой), созревает и путем множественного деления, или шизогонии, образует одноядерные новые клетки, каждая из которых заражает новую клетку того же хозяина и опять развивается как трофозоит. В конце концов некоторые трофозоиты превращаются в половые формы: женские особи становятся яйцеклетками, а мужские в результате ряда делений образуют сперматозоиды. После оплодотворения зигота растет и претерпевает множественное деление, образуя споры, способные заражать новых хозяев. У большинства спорозоов споры заключены в капсулу, предохраняющую их от высыхания, но у форм, паразитирующих в крови (например, у малярийных плазмодиев), споры голые и должны быть непосредственно перенесены в кровяное

русло нового хозяина. Развитие трофозоитов происходит обычно в одном хозяине, а образование яйцеклеток и сперматозоидов и развитие инфекционных спор — в другом; так, у малярийного плазмодия первым хозяином служит человек или обезьяна, а вторым — комар.

334. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ У РАСТЕНИЙ

Многочисленные варианты полового размножения у растений были рассмотрены в гл. XII и XIII. В ряду форм, начинающемся с бактерий и сине-зеленых водорослей, у которых этот способ размножения отсутствует или встречается редко, и включающем зеленые водоросли, мхи и, наконец, семенные растения, роль полового размножения в жизненном цикле постепенно возрастает; при этом все большую часть цикла занимает диплоидная фаза. Но даже семенные растения размножаются бесполом путем — при помощи *столонов* или *усов* (горизонтальных стеблей, растущих по поверхности земли), *корневищ* (таких же подземных стеблей) или клубней. Цветоводы и фермеры используют черенки и отводки для размножения многих культурных сортов деревьев, кустарников и травянистых растений. В эволюции растений наблюдается тенденция к прогрессивному развитию спорофита и редукции гаметофита в цикле чередования поколений. Это позволяет наземным растениям при размножении обходиться без водной пленки, необходимой плавающим сперматозоидам. Перенос сперматозоидов к яйцеклетке совершается при помощи пылевой трубки. Оплодотворенная яйцеклетка может развиваться за счет собственных запасов питательных веществ, пока у зародыша не образуются листья и он не станет самостоятельным растением.

335. ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ

Кишечнополостным и некоторым другим животным свойственно чередование полового и бесполого поколений, внешне напоминающее жизненный цикл растений, но у кишечнополостных оба поколения диплоидные. Большинство животных обычно размножается только половым путем и имеет постоянные половые органы. У некоторых простейших, например у парameций, наблюдается сложный процесс полового размножения (конъюгация), при котором две диплоидные особи соединяются оральными поверхностями тела (поверхностями, на которых расположен рот), сливаются и обмениваются ядерным материалом (рис. 535). Исходный микронуклеус каждой особи делится путем мейоза, и три из четырех получающихся при этом ядер

дегенерируют. Оставшееся гаплоидное ядро делится митотически, и одно из двух дочерних ядер переходит по цитоплазматическому мостику в другую особь, где сливается с одним из ее гаплоидных ядер. Таким образом, происходит два акта оплодотворения, и оба новых ядра идентичны друг другу. После этого инфузории расходятся и происходит еще одно деление ядер и цитоплазмы, в результате чего образуются четыре особи, каждая из которых имеет один микронуклеус и один макронуклеус.

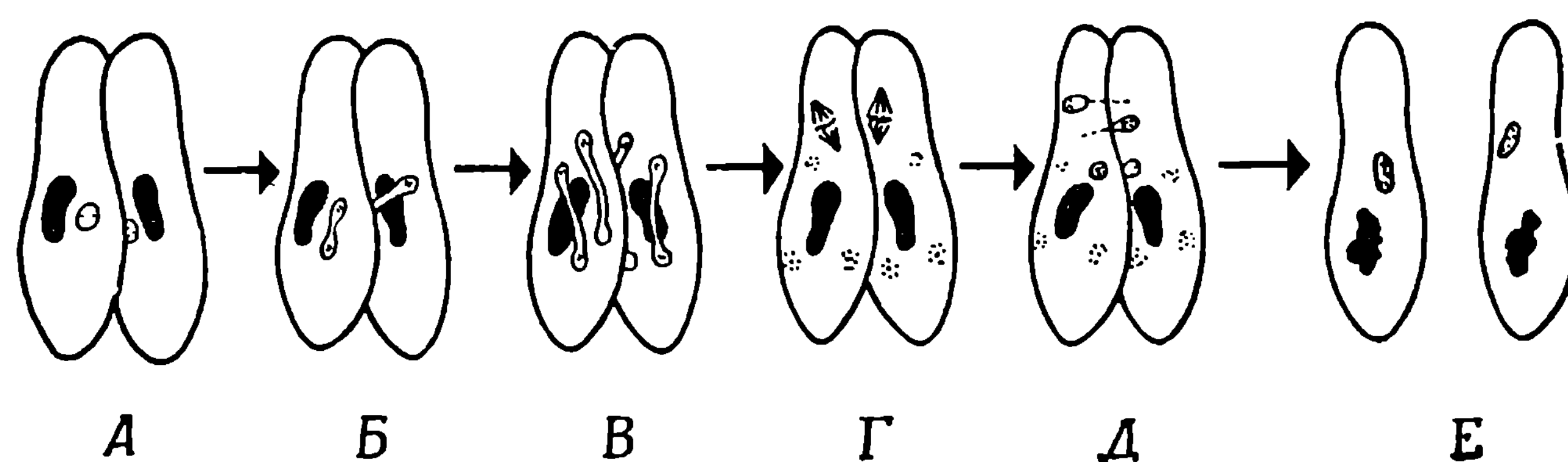


Рис. 535. Половой процесс у парameции.

Две особи с диплоидными микронуклеусами вступают в конъюгацию (А). После первого (Б) и второго (В) мейотических делений три дочерних ядра дегенерируют, а четвертое делится путем митоза (Г). Затем происходит взаимное оплодотворение: по одному ядру из каждой особи переходит в другую особь (Д); после этого гаплоидные ядра внутри каждой особи сливаются, образуя новое диплоидное ядро (Е). Первоначальные макронуклеусы исчезают, а два новых диплоидных ядра делятся несколько раз путем митоза, и из них в конце концов образуются новые микронуклеусы и новые макронуклеусы.

Все губки, по-видимому, диплоидны, и у них происходят обычные процессы овогенеза и сперматогенеза. Образующиеся яйцеклетки лежат непосредственно под слоем хоаноцитов и оплодотворяются сперматозоидами, приносимыми током воды. У губок нет специальных гонад, и половые клетки образуются у них из хоаноцитов, амебоцитов или из недифференцированных клеток, находящихся в основном веществе.

Гермафродитизм. Многие низшие животные являются гермафродитами, т. е. у одной и той же особи имеются одновременно и яичники и семенники и она производит как яйца, так и сперму (слово «гермафродит» происходит от имен бога мужской красоты Гермеса и богини женской красоты Афродиты у древних греков). Некоторые гермафродитные животные, например паразитические ленточные черви, способны к самооплодотворению. Поскольку в организме хозяина часто живет лишь одна особь паразита, эта способность имеет важное значение для сохранения вида. Для большинства гермафродитных форм, однако, характерно не самооплодотворение, а соединение двух особей в процессе копуляции, причем каждая особь оплодотворяет другую; так обстоит дело у дождевых червей (разд. 180). У других видов самооплодотворению препятствует развитие семенников и яичников в разные сроки; у устриц семенники и яич-

ники образуют гаметы не одновременно, что также исключает возможность самооплодотворения.

Партеногенез. Довольно редкую разновидность полового размножения, характерную для пчел, ос и некоторых других членистоногих, представляет *партеногенез* (девственное размножение), т. е. развитие взрослого животного из неоплодотворенного яйца. Некоторые виды членистоногих состоят, по-видимому, только из самок, размножающихся этим способом. У других видов в течение нескольких поколений наблюдается партеногенез, а затем появляются самцы, которые спариваются с самками и оплодотворяют яйца. У медоносной пчелы самец осеменяет самку (матку) лишь один раз в течение всей ее жизни — во время «брачного полета». Полученная сперма сохраняется у матки в небольшом мешочке, соединенном с половым трактом и закрывающемся при помощи мышечного клапана. При откладке яиц матка может либо открыть этот клапан, позволяя сперматозоидам выходить и оплодотворять яйца, либо оставить его закрытым, так что яйца развиваются партеногенетически. Оплодотворение обычно происходит осенью, и оплодотворенные яйца проводят зиму в состоянии покоя. Из оплодотворенных яиц выводятся самки — матки и рабочие пчелы; неоплодотворенные яйца дают самцов (трутней). У некоторых видов ос наблюдается чередование партеногенетических поколений и поколений, развивающихся из оплодотворенных яиц.

У тех видов, у которых в нормальных условиях не бывает партеногенеза, можно искусственно побуждать яйца к развитию без оплодотворения, изменяя температуру, рН или соленость окружающей воды, а также путем химической или механической стимуляции; яйцо лягушки можно стимулировать, уколов его тонкой иглой. Уже получены искусственным путем партеногенетические особи лягушек, тритонов и различных морских беспозвоночных. Удалось даже стимулировать к развитию неоплодотворенные яйца кролика; такие яйца начинают дробиться, а для того, чтобы они могли завершить развитие, их помещают затем в матку крольчихи, которую подготовили к этому введением соответствующих гормонов.

336. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Большинство водных животных просто выделяют свои яйца и сперму в воду, так что гаметы соединяются по воле случая. Этот примитивный и довольно ненадежный способ соединения гамет называют *наружным оплодотворением*. У животных с таким типом оплодотворения обычно

не бывает никаких дополнительных половых структур, кроме протоков, выводящих гаметы из организма наружу.

Другие животные, в особенности наземные, имеют придаточные половые органы для переноса спермы из тела самца в тело самки, где и происходит оплодотворение. Этот способ, называемый *внутренним оплодотворением*, требует согласованных действий самца и самки, и у многих видов выработались сложные формы поведения, обеспечивающие встречу особей разного пола, их спаривание в определенное время и заботу о потомстве. Возникли также разнообразные вторичные половые признаки, которые служат для привлечения особей другого пола и вызывают реакции, необходимые для спаривания.

Самец тритона взбирается на самку, обхватывает ее лапами и трется подбородком об ее нос; затем он слезает с самки и откладывает перед ней *сперматофор* — мешочек, содержащий сперму. Самка переносит сперматофор в свою клоаку; здесь он разрывается и освобождает сперму, оплодотворяющую яйца.

У некоторых видов размножение связано с опасностью или даже с гибелью животных; например, лососевые рыбы поднимаются для нереста на сотни километров вверх по рекам и, отметав икру, погибают; у пауков самка часто съедает самца, после того как он совершит акт осеменения. Однако во всех этих случаях гибель отдельных особей обеспечивает сохранение вида.

Процесс оплодотворения — это не только проникновение сперматозоида в яйцо, но также слияние ядер обеих гамет и активация яйца к дроблению и развитию (рис. 536). Сперматозоид может проникнуть в яйцо, находящееся на любой стадии созревания — от овоцита первого порядка до зрелой яйцеклетки; однако слияние ядер может произойти только после того, как ядро яйцеклетки проделает два мейотических деления и превратится в зрелое яйцо. У некоторых видов важным компонентом студенистой оболочки, окружающей яйцо, является *фертилизин*, выделяемый яйцеклеткой. Под действием фертилизина сперматозоиды склеиваются и прилипают к поверхности яйца. Из студенистой оболочки яйца выделены также вещества (возможно, идентичные фертилину), которые стимулируют дыхание и подвижность сперматозоидов и позволяют им дольше сохранять жизнеспособность.

У некоторых видов после проникновения сперматозоида в яйцеклетку вокруг нее образуется так называемая *оболочка оплодотворения*, преграждающая доступ в яйцо другим спермато-

зоидам. Это предотвращает полиспермию, в результате которой с ядром яйцеклетки могли бы слиться два или больше ядер мужских гамет; присутствие лишнего мужского ядра может привести к образованию трехполюсных веретен деления и к нарушению нормального развития.

У всех птиц, большинства насекомых и многих водных беспозвоночных самки откладывают яйца, из которых впоследствии выводится потомство; таких животных называют *яйцекладущими*. Мелкие яйца млекопитающих развиваются в матке, и зародыш получает питательные вещества из крови матери, пока организм не достигнет такой стадии развития, когда сможет существовать самостоятельно; таких животных называют *живородящими*. Самки

акул, ящериц и некоторых насекомых и змей относятся к категории *яйцеживородящих*; их крупные, наполненные желтком яйца после оплодотворения довольно длительное время остаются в половых путях самки. Развивающийся эмбрион обычно не имеет тесной связи со стенкой яйцевода или «матки» и не получает никаких питательных веществ из материнской крови.

337. БРАЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И СИНХРОНИЗАЦИЯ ПОЛОВОЙ АКТИВНОСТИ

Так как большинство видов животных размножается лишь в течение сравнительно короткого периода в определенное время года, образование и выделение яйцеклеток и сперматозои-

Рис. 536. Сперматозоид морского ежа *Arbacia punctulata*, втягиваемый в цитоплазму яйца воспринимающим бугорком.

1 — воспринимающий бугорок; 2 — центриоль сперматозоида; 3 — оболочка оплодотворения; 4 — митохондриальное тельце; 5 — ядро сперматозоида.



дов должно быть синхронизировано, иначе оплодотворение было бы невозможным. Обычно стимулом для самцов и самок служит тот или иной внешний фактор, например изменение длины дня или окружающей температуры, наступление сезона дождей или специфические соотношения между лунным циклом и циклом приливов и отливов (см. о черве палоло, разд. 180). Для некоторых видов необходимо не только одновременное наступление максимума половой активности у самцов и самок, но и миграция их в определенные места, где происходит размножение. Например, лососевые рыбы поднимаются для нереста вверх по рекам, угри направляются в определенный район центральной части Атлантического океана, серые киты — к берегам Нижней Калифорнии; миграции, связанные с размножением, известны также у черепах и птиц. Животные, ведущие в течение большей части года одиночный образ жизни (например, тюлени, пингвины, некоторые морские птицы), в брачный сезон на короткое время собираются вместе в определенных местах.

Специфическая синхронизация половой активности отдельного самца с активностью отдельной самки нередко достигается с помощью своего рода *ухаживания* (рис. 506). Ухаживание обычно начинает самец; оно может заключаться в очень коротком ритуале, а может продолжаться в течение многих дней, как у некоторых видов птиц. При ухаживании достигаются еще две цели: снижаются агрессивные тенденции и устанавливается видовая принадлежность и пол партнера (т. е. что это представитель того же вида, но противоположного пола). У многих видов особи при каждой встрече вступают в драку, и необходимы какие-то особые сигналы, которые могли бы удерживать их от драки в течение достаточно длительного времени, чтобы дело дошло до спаривания. У некоторых особенно агрессивных животных выработались для этого специальные морфологические и функциональные приспособления. У богомола самка крупнее самца и обычно нападает на него; спаривание у этого вида может продолжаться даже в том случае, если самка откусит у самца голову, так как нервная активность, управляющая актом копуляции, сосредоточена у него в одном из брюшных ганглиев. Самцы некоторых видов мух предлагают своим хищным самкам небольшие пакеты из пищи, обмотанной шелковой нитью. У самца таракана на спинку выделяется особое вещество, необычайно привлекательное для самки и привлекающее ее внимание во время спаривания. У некоторых других насекомых самцы предносят самке пустой шелковый шарик, отвлекая ее внимание и тем самым

избегая ее нападения; кроме того, по различным признакам этого шарика самка распознает самца своего вида.

Характерное пение птиц и брачные «позывные сигналы» некоторых рыб, лягушек и насекомых служат эффективными признаками для распознавания особей своего вида. Самку лягушки привлекают призывы самцов только того же вида, но не других, хотя бы и близких, видов.

338. ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ

Эволюция различных приспособлений, обеспечивающих оплодотворение яйцеклеток, сопровождалась выработкой форм поведения, связанных с заботой о потомстве. Как правило, самка данного вида производит тем больше яиц, чем ниже вероятность того, что из каждого яйца получится особь, которая доживет до половой зрелости. В эволюции позвоночных от рыб до млекопитающих наблюдается общая тенденция к уменьшению числа производимых яиц и к выработке все более эффективных форм заботы о потомстве. Такие рыбы, как треска или лосось, выметывают ежегодно миллионы икринок, но лишь немногие из этих икринок превращаются в конечном счете во взрослых особей. Другая крайность — млекопитающие, которые производят сравнительно мало яиц, но так хорошо заботятся о своих детенышах, что значительная часть потомства достигает половой зрелости. Пресмыкающиеся обычно откладывают яйца в песок или в ил, не проявляя никакой заботы о них; яйца развиваются сами по себе, согреваемые солнцем. Птицы производят относительно немного яиц и высиживают их в гнезде; родители заботятся о вылупляющихся беспомощных птенцах в течение нескольких недель, пока те не смогут жить самостоятельно. У млекопитающих зародыш развивается в утробе матери, где он защищен от хищников и от неблагоприятных факторов среды. Самки у большинства млекопитающих обладают сильным «материнским инстинктом» и заботятся о новорожденных детенышах до тех пор, пока они не станут самостоятельными. Эти формы поведения регулируются главным образом гормонами, выделяемыми гипофизом и яичником.

339. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ

Типичный жизненный цикл животного несложен: из оплодотворенного яйца (зиготы) вырастает взрослая особь, которая снова производит яйца или сперматозоиды. Однако этот цикл на пути от зиготы до зиготы следующего поко-

ления может включать две или большее число форм. У амфибий и круглоротых молодые особи не похожи на родителей, так как организм проходит в своем развитии стадию *личинки*. Личинка лягушки, называемая *головастиком*, в определенное время претерпевает *метаморфоз*, сравнительно быстро превращаясь во взрослую форму. У насекомых вылупившаяся из яйца личинка несколько раз линяет, с каждой линькой становясь крупнее. Последняя личиночная стадия путем метаморфоза превращается в куколку, а из куколки в результате второго метаморфоза выводится взрослая особь.

Некоторые паразитические черви проходят в цикле своего развития две или три различные личиночные формы, заражающие разных хозяев (рис. 230). У амфибий и насекомых личинки могут быть приспособлены к жизни в совершенно иной среде, нежели взрослые формы того же вида, и могут занимать совсем иную экологическую нишу и иное место в цепи питания. Например, головастик все время проводит в воде и питается растительным материалом, тогда как взрослая лягушка ведет земноводный образ жизни и является плотоядным существом.

340. РАЗВИТИЕ ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Системы органов размножения у различных животных построены по единому в своей основе плану, хотя и с многочисленными вариациями. Половые железы и их протоки могут быть одиночными, парными или множественными. Сперматозоиды, образующиеся в семенниках, выходят по протокам во внешнюю среду; часто они бывают взвешены в семенной жидкости, выделяемой придаточными железами половой системы.

У многих позвоночных выработался ряд добавочных органов, облегчающих перенос спермы из мужской половой системы в женскую и создающих условия для развития оплодотворенного яйца. В процессе эволюции эти органы развивались из частей мочевыделительной системы или в тесной связи с ними; поэтому обе эти группы органов часто объединяют под названием *мочеполовой системы*. У самцов млекопитающих семявыносящие протоки впадают в *мочеиспускательный канал*, по которому моча выводится из мочевого пузыря наружу.

Яйца, образующиеся в яичниках самки, при овуляции выходят в брюшную полость и попадают в воронкообразное расширение на конце яйцевода; затем они продвигаются по яйцеводу под действием перистальтического сокращения его мышечных стенок и биения ресничек на его внутренней выстилке. У птиц желток яйца обра-

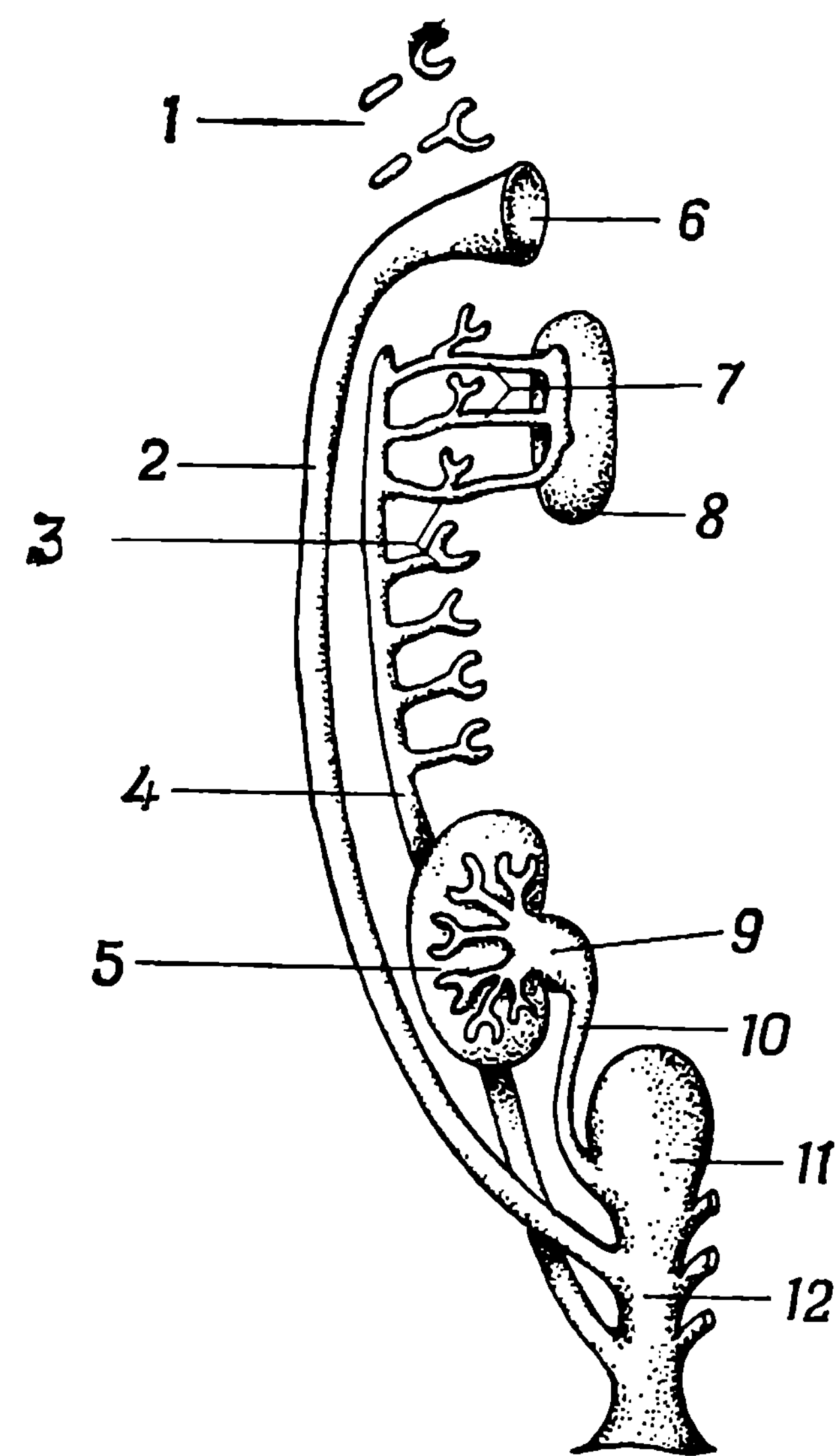


Рис. 537. Органы мочеполовой системы эмбриона на стадии, индифферентной в отношении пола (вид с брюшной стороны).

1 — пронефрос (дегенерирует); 2 — яйцевод; 3 — мезонефрос; 4 — вольфов проток; 5 — метанефрос; 6 — воронка яйцевода; 7 — протоки, образующие rete testis; 8 — индифферентная гонада; 9 — почечная лоханка; 10 — мочеточник; 11 — мочевой пузырь; 12 — вентральная часть клоаки.

зуется еще в яичнике, а в яйцевод яйццо одевается в белок и скорлупу, которые выделяют железы, находящиеся в стенке яйцевода. Яйцеводы либо выходят прямо наружу, либо образуют расширенный концевой отдел с утолщенными мышечными стенками — *матку*, в которой развивается зародыш. У млекопитающих матка соединена с поверхностью тела *вагинами*, в которое при копуляции вводится половой член.

Пол эмбриона детерминируется при оплодотворении и зависит от генотипа зиготы (XX или XY), но на ранней стадии эмбрион обладает потенциями к развитию как в мужскую, так и в женскую особь, поскольку у него имеются зачатки половых протоков того и другого пола (рис. 537). В переднем конце целома на короткое время появляются парные канальцы *предпочки*, или *головной почки* (*пронефрос*), и нефункционирующие протоки. Канальцы дегенерируют, а протоки растут назад — это парные *вольфовы протоки*. Затем образуется вторая группа канальцев — *первичная*, или *туловищная*, почка (*мезонефрос*), — которые соединяются с вольфовым протоком. Дефинитивная (постоянная) почка высших позвоночных — *вторичная*, или *тазовая почка* (*метанефрос*), — развиваются из заднего отдела нефрогенного тяжа. У заднего конца вольфова протока, около места впадения его в клоак, возникает зачаток, который растет по направлению к нефрогенному тяжу и обра-

зует проток, называемый *мочеточником*. Зачаток мочеточника разветвляется на конце и дает начало собирательным трубкам почки. Вокруг кончиков собирательных трубочек скапливается нефрогенная мезенхима, которая затем дифференцируется в почечные канальцы и клубочки.

Рядом с вольфовыми протоками развиваются парные парамезонефрические, или *мюллеровы*, протоки (рис. 538), из которых позже образуются яйцеводы (фаллопиевы трубы) и часть влагалища. Гонады возникают как утолщения (*половые складки*) мезодермального эпителия, выступающего целом. Развитая половая складка состоит из нескольких слоев клеток и выступает в целомическую полость, к стенке которой она прикреплена двойной складкой брюшины, называемой *мезорхием* (если это будущий семенник) или *мезоварием* (если это яичник). Половая складка содержит клетки двух типов: одни очень сходны с остальными клетками мезодермального эпителия, а другие совершенно иного типа — более крупные, с большими пузыревидными ядрами и прозрачной цитоплазмой, дающей интенсивную реакцию на щелочную фосфатазу. Это и есть *первичные половые клетки* (рис. 539), они впервые появляются в энтодермальном эпителии желточного мешка поблизости от ножки аллантоиса (разд. 347), а затем с помощью амёбoidного движения мигрируют в мезенхиму и в конце концов попадают в половую складку. В желточном мешке их бывает менее ста, но во время миграции они размножаются, так что в конце пути число их достигает 5000 и более. Мезенхима половой складки постепенно замещается половыми тяжами — пальцевидными скоплениями клеток, мигрировавших сюда из мезонефрического тяжа или из эпителия самой половой складки. Этот эпителий образует корковое вещество гонады, а половые тяжи — ее мозговое вещество. До этого момента — до стадии индифферентной гонады — развитие яичника и семенника протекает одинаково.

У эмбрионов мужского пола первичные половые клетки мигрируют из коркового вещества в первичные тяжи мозгового вещества, из которых формируются *семенные канальцы*. Первичные половые клетки становятся сперматогониями, а из клеток половых тяжей образуются *клетки Сертоли*. Мозговое вещество семенника становится его функционирующей частью, тогда как корковое вещество редуцируется и превращается в тонкий эпителиальный слой, покрывающий семенник со стороны целома.

У эмбрионов женского пола мозговое вещество редуцируется, первичные половые тяжи рассасываются, а центральную часть гонады заполняет рыхлая мезенхима, пронизанная

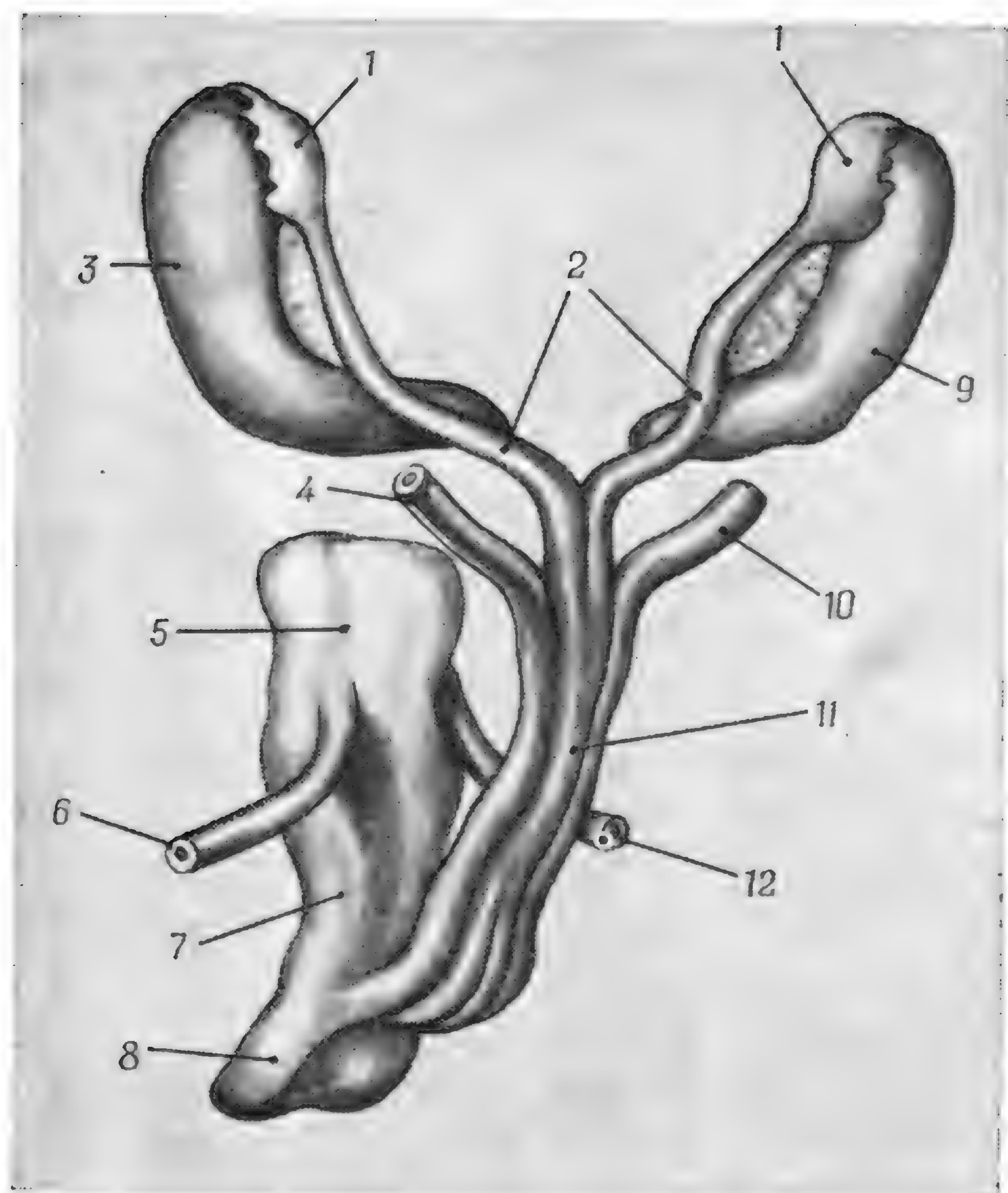


Рис. 538. Связи между половыми и мочевыми протоками у человеческого эмбриона женского пола длиной 29 мм (в начале 3-го месяца внутриутробного развития).

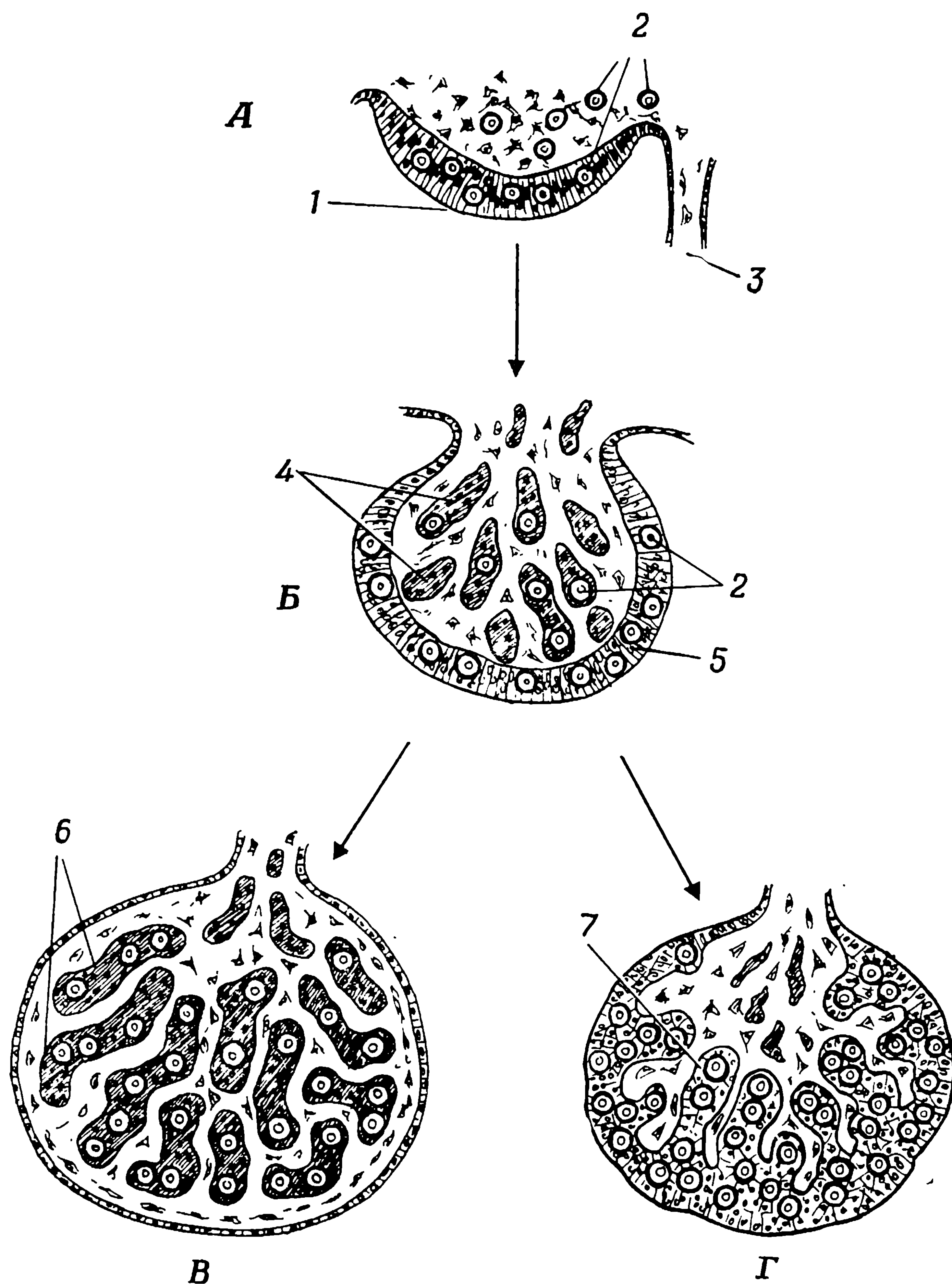
Половые протоки все еще находятся в индифферентном состоянии. 1 — воронки парамезонефрических протоков; 2 — парамезонефрические протоки; 3 — левый яичник; 4 — левый мезонефрический проток; 5 — будущий мочевой пузырь; 6 — левый мочеточник; 7 — будущий мочеиспускательный канал; 8 — мочеполовой синус; 9 — правый яичник; 10 — правый мезонефрический проток; 11 — слившиеся участки парамезонефрических протоков; 12 — правый мочеточник.

кровеносными сосудами. Первичные половые клетки остаются в корковом веществе, которое становится толще. Скопления корковых клеток образуют первичные фолликулы, заключающие в себе одну или несколько первичных половых клеток, которые увеличиваются в размерах и превращаются в овогонии. Овогонии быстро делятся путем митоза, и к концу 20-й недели развития человеческого плода число их достигает примерно 7 млн. После этого митозы прекращаются и новых клеток уже не возникает; напротив, число их уменьшается в результате атрезии (дегенерации клеток), так что к моменту рождения остается около 1 млн. овогониев, а ко времени полового созревания — примерно 400 000. Из них лишь около 450 клеток созревают и выходят из яичника в течение детородного периода жизни женщины, а все остальные дегенерируют.

У эмбрионов мужского пола семенные канальцы соединяются с rete testis — системой

Рис. 539. Схема развития половых желез у высших позвоночных.

А. Стадия полового гребешка; часть первичных половых клеток находится в толще эпителия гребешка, а часть — в прилежащей мезенхиме. Б. Индифферентная гонада; половые клетки находятся в ее корковом веществе и в первичных половых тяжах. В. Дифференцировка в семенник: корковое вещество редуцировано, половые клетки находятся в половых тяжах. Г. Дифференцировка в яичник: первичные половые тяжи редуцированы; разрастающееся корковое вещество содержит половые клетки. 1 — половой гребешок; 2 — первичные половые клетки; 3 — дорзальная брыжейка; 4 — первичные половые тяжи (мозговое вещество); 5 — корковое вещество; 6 — зачатки семенных канальцев; 7 — овоциты, окруженные фолликулярными клетками.



тонких трубочек, развивающихся из дорзальной части гонады и соединяющихся с соседними мезонефрическими канальцами (которые превращаются в *эпидидимис*, или придаток семенника), и через них — с вольфовым протоком, т. е. будущим семявыносящим каналом. Это происходит уже под стимулирующим влиянием тестостерона, выделяемого клетками развивающегося семенника. Семенник, по-видимому, секретирует еще один гормон (возможно, пептидный), который подавляет развитие мюллеровых протоков, так что матка и яйцеводы не образуются.

У зародышей женского пола вольфовы протоки дегенерируют, когда мезонефрос перестает функционировать как выделительный орган. Мюллеровы протоки на передних концах открываются воронкообразными отверстиями в целомическую полость, а задние концы их

растут дальше назад и соединяются с клоакой. Образуется перегородка, разделяющая клоаку на *мочеполовой синус* и лежащую дорзально от него *прямую кишку*, которая открывается наружу анальным отверстием. Мюллеровы протоки вначале лежат кнаружи от вольфовых, но задние концы их перекрещиваются с вольфовыми протоками и сливаются друг с другом, образуя тело и шейку матки; вместе с частью мочеполового синуса они образуют также *влагалище*. Вентральная часть мочеполового синуса, в которую впадают мочеточники, и прилегающая часть ножки аллантоиса расширяются и вместе участвуют в формировании *мочевого пузыря*. Задний отдел вентральной части синуса превращается в узкую трубку — *мочеиспускательный канал*.

К наружному отверстию мочеполового синуса с боков примыкают вытянутые утолщения —

половые складки, которые спереди сходятся и образуют здесь *половой бугорок* (рис. 540). Дальнейшее развитие из этого индифферентного состояния может идти под действием половых гормонов либо в мужском, либо в женском направлении. У особи мужского пола половой бугорок растет и превращается в половой член; половые складки, слившись на задней поверхности члена, образуют трубку, которая становится продолжением мочеиспускательного канала, идущего от мочевого пузыря. У особи женского пола половой бугорок лишь слегка увеличивается и превращается в *клитор*, а половые складки, не сливаясь, сохраняются в виде *малых срамных губ*. Другая, внешняя пара складок превращается в *большие срамные губы*, гомологичные коже мошонки.

341. МУЖСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ЧЕЛОВЕКА

Парные семенники развиваются в брюшной полости, но у человека и у некоторых других млекопитающих они незадолго до рождения (или вскоре после него) спускаются в *мошонку* — кожный мешочек, образующийся как выпячивание стенки тела. Полость мошонки является частью брюшной полости и соединена с нею *паховым каналом*. После того как семенники (так называемые *яички*) спустились по этому каналу, он обычно зарастает соединительной тканью. Нормальное опускание яичек в мо-

шонку необходимо для образования сперматозоидов. Если яички остаются в брюшной полости, где температура несколько выше, то образования спермы не происходит.

Каждое яичко состоит примерно из тысячи сильно извитых *семенных канальцев*, в которых образуется сперма, и из лежащих между ними *интерстициальных* (межуточных) *клеток*, вырабатывающих мужские половые гормоны (рис. 541). Выстилка семенных канальцев состоит из *сперматогониев*, происходящих от первичных половых клеток, и *питающих клеток* (клеток Сертоли), которые питают сперматозоиды во время их развития из округлых клеток в зрелые, снабженные хвостом гаметы. Образование сперматозоидов происходит волнами, распространяющимися вдоль канальцев. Семенные канальцы соединены тонкими трубочками (выносящие сосуды, которые образуются из rete testis) с общей для всей железы сильно извитой трубкой; это *придаток яичка*, или *эпидидимис*, достигающий у человека 6 м в длину, в котором накапливается сперма. От каждого эпидидимиса отходит семявыносящий проток (vas deferens), который направляется из мошонки через паховый канал в брюшную полость, проходит, огибая мочевой пузырь, в нижнюю часть этой полости и впадает в мочеиспускательный канал.

Мочеиспускательный канал (*уретра*) — это трубка, ведущая из мочевого пузыря наружу. У мужчин она проходит внутри *полового члена*

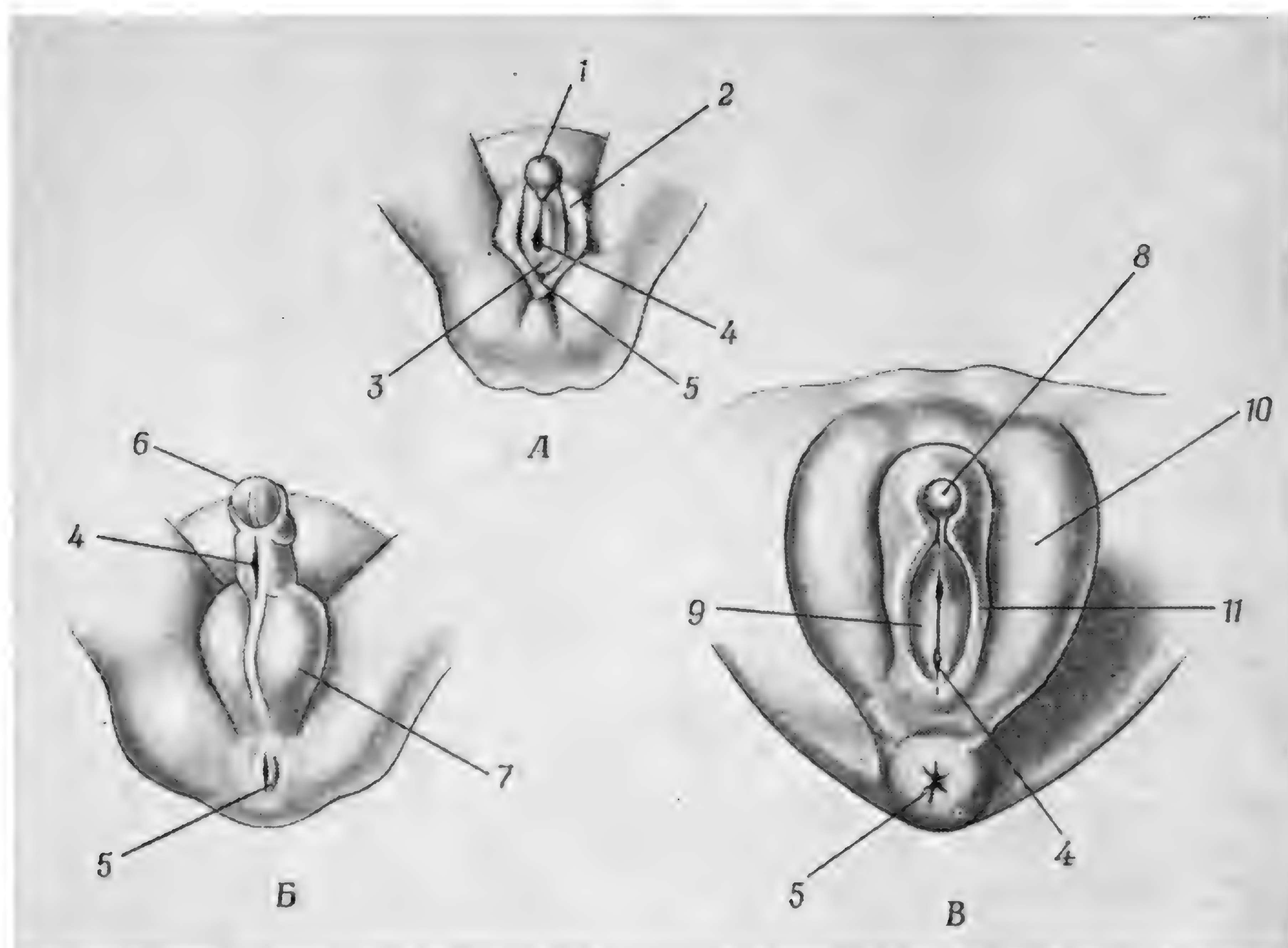
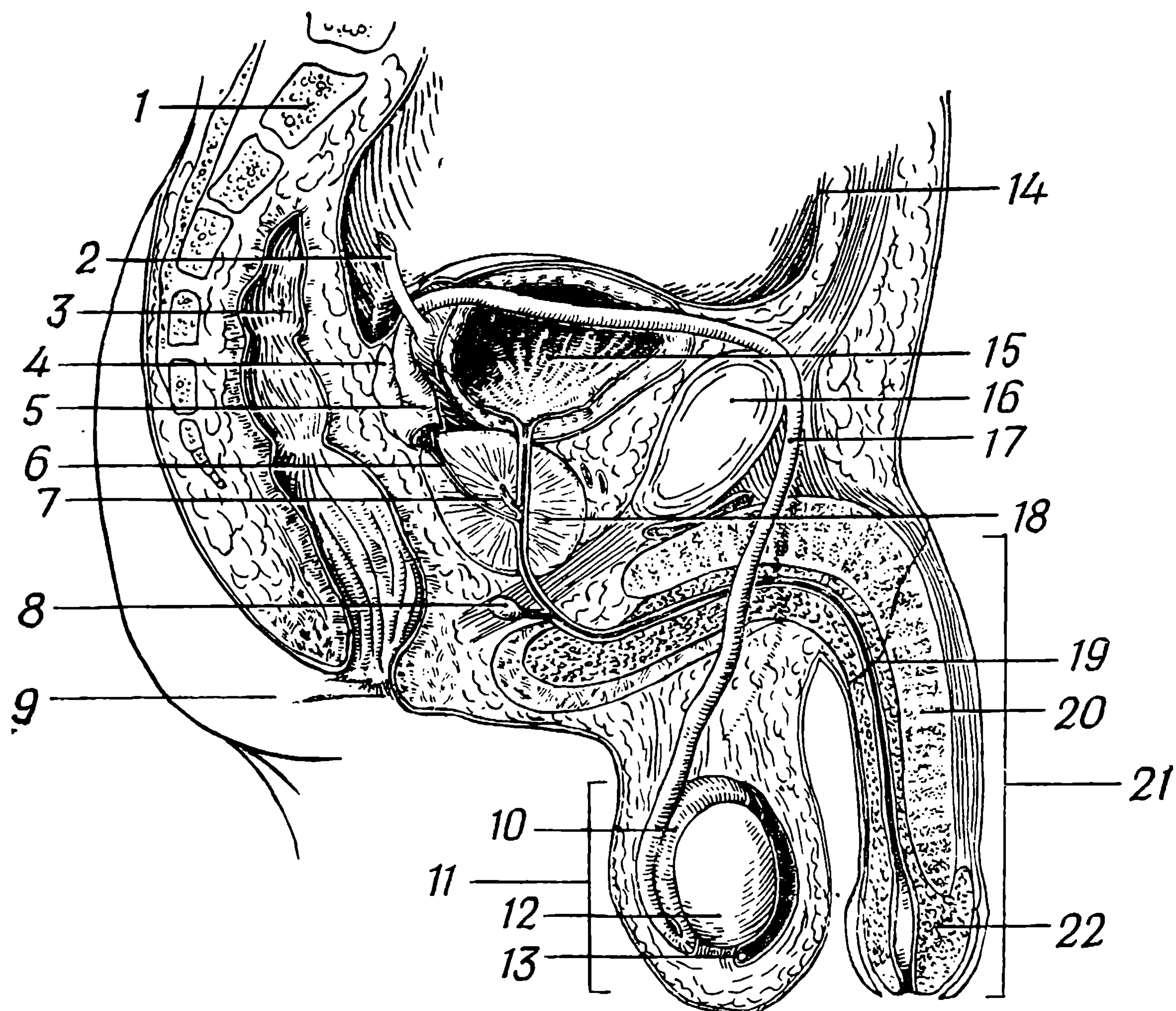


Рис. 540. Развитие наружных половых органов у человеческих зародышей разного пола.

А. Индифферентная стадия (эмбрион длиной 29 мм, 10-я неделя). Б. Мужской эмбрион длиной 145 мм (16 недель). В. Женский эмбрион длиной 150 мм (16 недель). 1 — половой бугорок; 2 — половая складка; 3 — промежуток; 4 — мочеполовой синус; 5 — анальное отверстие; 6 — головка пениса; 7 — мошонка; 8 — клитор; 9 — преддверие влагалища; 10 — большая срамная губа; 11 — малая срамная губа.

Рис. 541. Схематический сагиттальный разрез через область таза, показывающий строение мужских половых органов.

1 — крестец; 2 — мочеточник; 3 — прямая кишка; 4 — семенной пузырек; 5 — ампула семявыносящего протока; 6 — семяизвергательный канал; 7 — маточка простаты; 8 — куперова железа; 9 — анальное отверстие; 10 — эпидидимис; 11 — мошонка; 12 — яичко; 13 — серозная оболочка; 14 — брюшина; 15 — мочевой пузырь; 16 — лобковое сращение; 17 — семявыносящий проток; 18 — предстательная железа; 19 — мочеиспускательный канал; 20 — пещеристое тело; 21 — половой член; 22 — головка полового члена.



(пениса), где она окружена тремя *пещеристыми телами* (рис. 541). Ткань пещеристых тел имеет губчатое строение; при половом возбуждении ячейки этой ткани наполняются кровью в результате расширения идущих к ней артерий. В результате пенис, обычно мягкий, становится твердым, увеличивается в размерах и выпрямляется, что позволяет ему выполнять функцию копулятивного органа.

Во время полового акта сперматозоиды, взвешенные в 2—5 мл семенной жидкости, попадают во влагалище самки. В вырабатывании семенной жидкости участвуют три различные железы. В семявыносящие протоки, недалеко от места их впадения в мочеиспускательный канал, изливает свой секрет пара *семенных пузырьков*. Далее вокруг мочеиспускательного канала, там, где он отходит от мочевого пузыря, расположены *предстательные железы* (у человека они слились в одну предстательную железу, или *простату*), которые добавляют к семенной жидкости свой секрет через две группы коротких, узких протоков, впадающих в мочеиспускательный канал. Наконец, еще дальше, у основания пещеристых тел полового члена, лежит третья пара желез — *куперовы железы*, вносящие последний добавочный компонент в семенную жидкость. Семенные пузырьки и куперовы железы выделяют слизистые щелочные секреты, а простата — водянистую жид-

кость молочного цвета с характерным запахом. Семенная жидкость содержит глюкозу и фруктозу (для питания сперматозоидов), буферные системы и слизистые вещества, служащие «смазкой» для путей, по которым проходит сперма.

342. ЖЕНСКАЯ ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ЧЕЛОВЕКА

Яичники расположены в нижней части брюшной полости, где они удерживаются связками; каждый яичник достигает около 3 см длины и имеет миндалевидную форму. Яйцо при овуляции выходит прямо в брюшную полость, откуда поступает в одну из двух *фаллопиевых труб* (яйцеводов), пройдя через воронкообразное расширение на ее конце (рис. 542); оно направляется в эту воронку с токами жидкости, которые создаются биением ресничек на эпителиальной выстилке фаллопиевых труб. В очень редких случаях оплодотворение может произойти в брюшной полости, и тогда яйцо начинает развиваться, прикрепившись к какому-нибудь органу, например к печени. Однако это развитие не может дойти до конца, и эмбрион приходится удалять; описаны, однако, случаи, когда из таких яиц развивался нормальный плод, который извлекали хирургическим путем.

Фаллопиевы трубы открываются в верхние углы *матки* — грушевидного органа, в котором плод развивается до самых родов. Это ор-



Рис. 542. Схематический сагиттальный разрез через область таза, показывающий строение женских половых органов.

1 — крестец; 2 — яичник; 3 — связка яичника; 4 — матка; 5 — шейка матки; 6 — влагалище; 7 — прямая кишка; 8 — анальное отверстие; 9 — фаллопиева труба; 10 — круглая связка; 11 — мочевой пузырь; 12 — лобковое сращение; 13 — мочеиспускательный канал; 14 — клитор; 15 — малые половые губы; 16 — большие половые губы.

ган размером скулак, в середине брюшной полости, позади мочевого пузыря; он имеет толстые мышечные стенки и выстлан слизистой оболочкой, обильно снабженной кровеносными сосудами. Матка заканчивается мышечным кольцом — шейкой, которая несколько выдается во влагалище. *Влагалище* представляет собой мышечную трубку, которая идет от матки наружу и служит как приемником для семени (во время полового акта), так и родовым каналом (после завершения внутриутробного развития плода).

Наружные женские половые органы в совокупности называются *вульвой*. От нижнего края живота назад и вниз отходят *большие срамные губы* — две кожные складки с жировой тканью внутри, покрытые волосами и обильно снабженные сальными железами; они окаймляют отверстия мочеиспускательного канала и влагалища, срастаясь позади последнего. Между большими губами, обычно скрытые за ними, расположены *малые срамные губы* — две тонкие розовые складки, не покрытые волосами. У передней точки их соединения находится *клитор* — чувствительный орган величиной примерно с горошину, способный к эрекции. У большинства женщин этот орган, гомологичный мужскому половому члену, полностью закрыт крайней плотью (окаймляющей его складкой кожи). Подобно половому члену, клитор содержит пещеристую ткань, которая при половом возбуждении наполняется кровью; нервные окончания, находящиеся в клиторе и малых срамных губах, реагируют на раздражение эротического характера. Позади клитора расположено отверстие мочеиспускатель-

ного канала, который служит у женщин только для выведения мочи, а за ним — отверстие влагалища. Это отверстие частично закрывает *девственная плева (гимен)* — тонкая перепонка из соединительной ткани, содержащей эластические и коллагеновые волокна, которая разрывается при первом половом сношении. На нижнем крае живота, над самым клитором, находится небольшое возвышение из жировой ткани — *венерин бугорок*, который с наступлением половой зрелости покрывается волосами.

343. ПОЛОВОЙ АКТ

Половое размножение у человека осуществляется в результате соединения яйцеклеток со сперматозоидами, для переноса которых половой член, находящийся в состоянии эрекции, вводится во влагалище женщины. В момент наивысшего полового возбуждения у мужчины происходит извержение семенной жидкости (эякуляция) в верхний конец влагалища около шейки матки, откуда сперма проходит через канал шейки и полость матки в верхние отделы фаллопиевых труб, где происходит оплодотворение. Сложное строение мужской и женской половой системы и все те сложные физиологические, эндокринные и психологические явления, которые связаны с полом, имеют лишь одну цель — обеспечить успешное соединение яйца со сперматозоидом и развитие из зиготы нового индивидуума.

Первая фаза полового акта — фаза *подготовительного возбуждения* — может продолжаться от нескольких минут до нескольких часов.

У мужчины существенные особенности этой фазы состоят в эрекции пениса и психическом напряжении. Эрекция наступает в результате наполнения кровью пещеристых тел. У женщины фаза возбуждения характеризуется эрекцией клитора и малых срамных губ. Отдельные фазы полового акта постепенно переходят друг в друга, и эрекция клитора и малых губ иногда наступает только во втором периоде — в фазе *плато*. В этой второй фазе наблюдается эрекция сосков и груди могут иногда увеличиваться в объеме на целых 20%. Для этого периода характерно покраснение кожи, которое начи-

стенок эпидидимиса, семявыносящих протоков и семенных пузырьков, а также мышцы *m. bulbosavernosus*, расположенной у проксимального конца мочеиспускательного канала. У женщины во время оргазма происходит ритмическое сокращение оргазмической платформы, сопровождающееся сокращениями матки и фаллопиевых труб.

После оргазма эрекция полового члена, клитора и малых губ спадает, объем груди уменьшается и наступает общее снижение мышечного тонуса как у мужчины, так и у женщины. Не всякая женщина испытывает оргазм при каждом половом акте, но это не препятствует оплодотворению. Оргазм ведет к разрядке физического и психического напряжения, сопровождающего половой акт. В период возбуждения и оргазма частота дыхания может достигать 40 в 1 мин, пульс — 170 ударов в 1 мин; систолическое артериальное давление иногда повышается на 30—80 мм рт. ст., а диастолическое — на 20—40 мм. После оргазма наступает *фаза разрешения*, сопровождающаяся расслаблением мышц и чувством физической и психической усталости.

Сперматозоиды приобретают подвижность только после воздействия на них секретов эпидидимиса; сперматозоиды, взятые непосредственно из семенника, неподвижны. В кислой среде влагалища (рН около 4,5) сперматозоиды могут оставаться живыми лишь в течение короткого времени, но семенная жидкость, обладающая щелочной реакцией, нейтрализует кислотность. Сперматозоиды очень быстро попадают в фаллопиевы трубы (через 20 мин после полового акта и даже раньше); по-видимому, продвижению их способствуют мышечные сокращения матки и труб. Так как оргазм у женщины совершенно не обязателен для успешного оплодотворения, можно думать, что либо сокращения матки происходят независимо от оргазма, либо сперматозоиды могут проходить через матку самостоятельно, без помощи ее сокращений.

Простагландины, выделяемые семенными пузырьками в семенную жидкость, усиливают активность мускулатуры матки и таким образом, возможно, способствуют оплодотворению яйца.

Неспособность к эрекции обуславливает у мужчин *импотенцию*. Это состояние следует отличать от *мужского бесплодия*, которое встречается у 3—4% мужчин и обусловлено недостатком или полным отсутствием нормальных сперматозоидов в семенной жидкости. У некоторых сперматозоидов обнаруживаются аномалии, легко различимые под микроскопом. Муж-

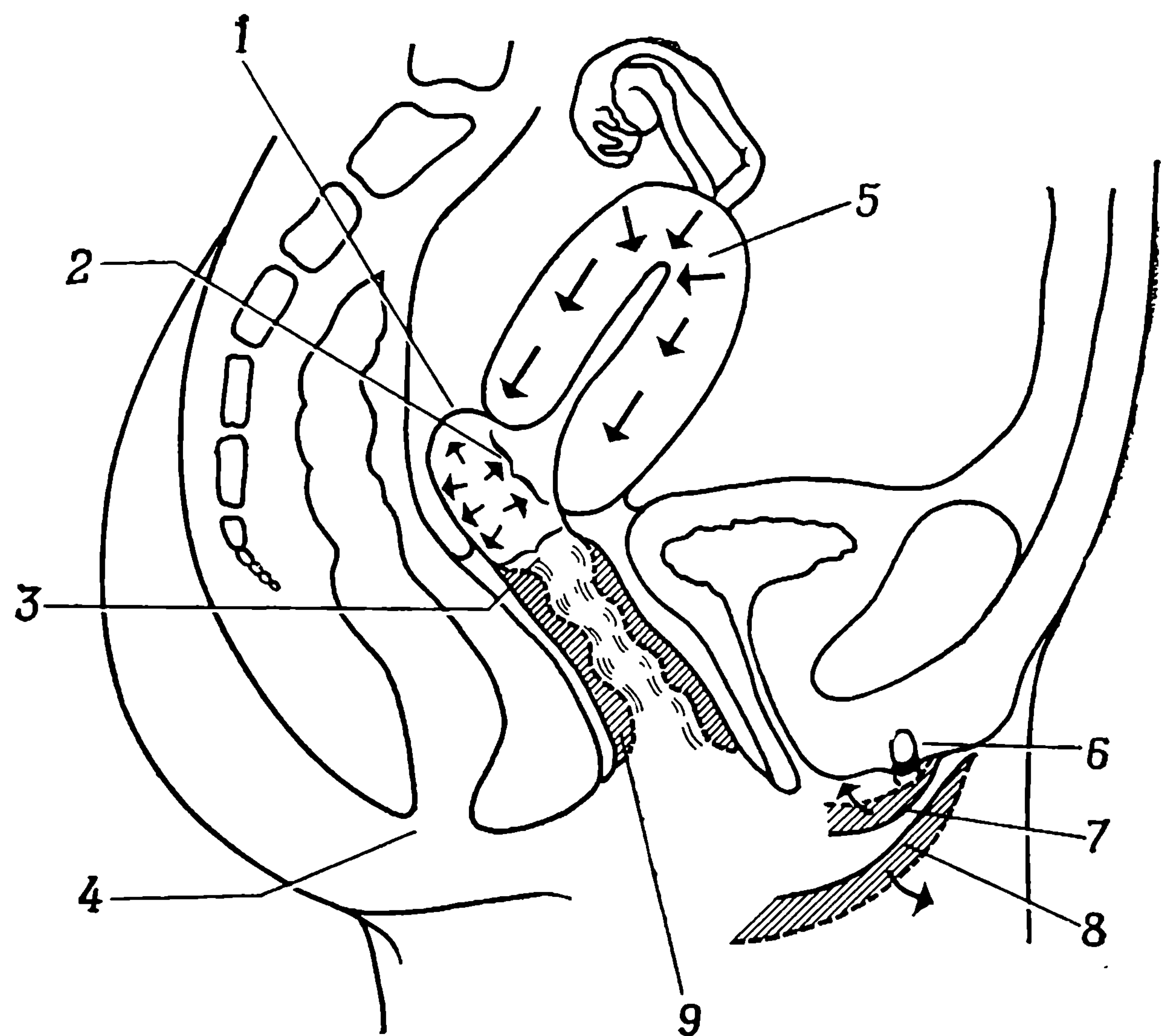


Рис. 543. Структурные и функциональные изменения, происходящие в период оргазма у женщины (схематический сагиттальный разрез через область таза).

1 — удлинение *cul-de-sac*; 2 — шатровый эффект; 3 — расширение влагалища; 4 — сокращение наружного анального сфинктера; 5 — сокращения матки; 6 — клитор; 7 — малые срамные губы; 8 — большие срамные губы; 9 — сокращения оргазмической платформы.

нается с груди и шеи и распространяется на лицо. В фазе подготовительного возбуждения стенки влагалища выделяют жидкость, увлажняющую его канал и область входа. Ткани, окружающие вход во влагалище, набухают и образуют так называемую «оргазмическую платформу» (рис. 543).

Ритмические движения пениса во влагалище, увлажненном слизистыми секретами мужской уретры и парных бартолиниевых желез, расположенных около входа во влагалище, массируют клитор и малые губы и вызывают у обоих партнеров нарастающее психическое возбуждение, вершина которого называется *оргазмом*. У мужчины оргазм совпадает с эякуляцией семени, происходящей в результате сокращения

чины оказываются бесплодными, когда общее число сперматозоидов, выбрасываемых при одной эякуляции, ниже 150 млн. Бесплодием страдает также около 14% женщин; у них оно может быть обусловлено закрытием просвета фаллопиевых труб в результате инфекции, большой толщиной капсулы, покрывающей яичник, или недостаточной секрецией гонадотропных гормонов гипофизом. У некоторых женщин слизь, выделяемая шейкой матки, препятствует прохождению через матку сперматозоидов (иногда только от определенных мужчин) — вероятно, в результате какой-то реакции типа антиген — антитело.

344. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЧЕЛОВЕКА

Сперматозоиды, попавшие во влагалище во время полового акта, движутся вверх по влагалищу и проникают в матку, отчасти за счет собственной активности, отчасти же благодаря сокращению мышечных стенок этих органов. Большинство сперматозоидов погибает на своем пути, но некоторые добираются до отверстий фаллопиевых труб и движутся по этим трубам дальше. Сперматозоиды движутся «против течения»; возможно, что то самое течение, которое направляет яйцеклетку из брюшной полости в фаллопиеву трубу, помогает правильной ориентации движения сперматозоидов. Оплодотворение обычно происходит в верхней трети фаллопиевой трубы; к тому времени, когда яйцо окажется в нижней части трубы, оно уже не может быть оплодотворено. Из сотен миллионов сперматозоидов, выбрасываемых при каждой эякуляции, лишь один оплодотворяет яйцо (рис. 544).

Каждое яйцо человека окружено так называемым *лучистым венцом* (*corona radiata*), который образован слоем клеток, происходящих из яичевого фолликула. К тому времени, как яйцо, передвигаясь, достигнет фаллопиевой трубы, в нем уже завершилось первое деление мейоза и произошло выделение первого полярного тельца. Вероятно (хотя это и не доказано), гиалуронидаза семенной жидкости и гидролитические ферменты лизосом, находящихся в головке сперматозоида, играют известную роль в проникновении сперматозоида через лучистый венец и вителлиновую оболочку яйца. Как только один сперматозоид проник в яйцо, в поверхностном слое последнего происходит какое-то изменение, препятствующее проникновению других семенных клеток. Хвостик сперматозоида остается снаружи или отбрасывается вскоре после того, как он войдет в цитоплазму яйца; сохраняются только ядерный

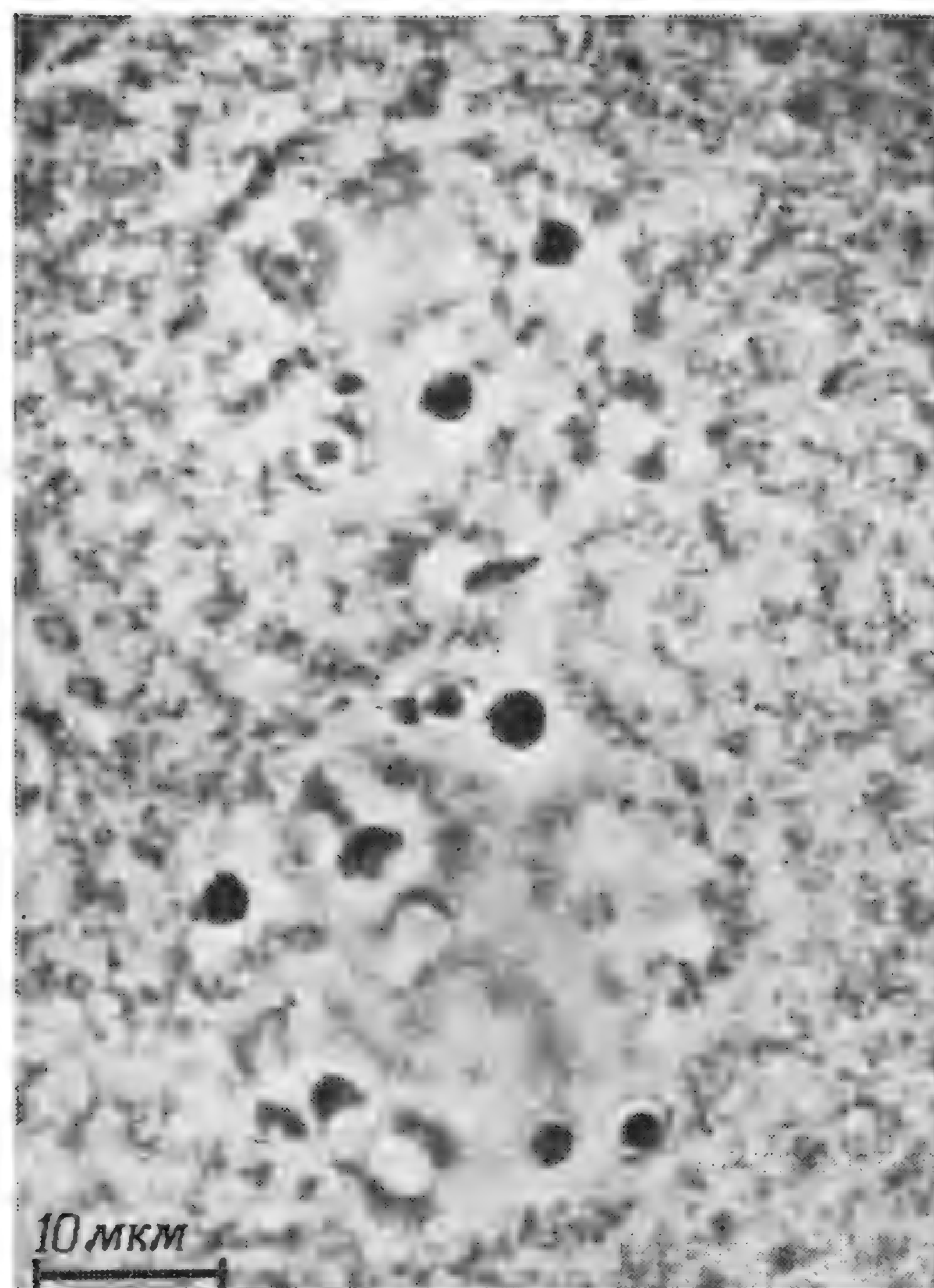


Рис. 544. Микрофотография живого человеческого яйца, извлеченного из яйцевода.

Видны мужской и женский пронуклеусы до их слияния; в центре фотографии — хвостик сперматозоида. Яйцеклетка была оплодотворена, но пронуклеусы еще не слились и первое деление дробления не начиналось. Это самая ранняя стадия развития яйцеклетки человека, которую удалось наблюдать.

материал головки и центриоль (рис. 545). Тем временем яйцо заканчивает второе деление мейоза и выделяет второе полярное тельце. Головка сперматозоида набухает и образует *мужской пронуклеус*, а ядро яйцеклетки становится *женским пронуклеусом*. Затем в результате слияния гаплоидного мужского пронуклеуса с гаплоидным женским пронуклеусом образуется ядро оплодотворенного яйца (зиготы) и восстанавливается диплоидное число хромосом.

Если учесть, как много факторов противодействует оплодотворению, то кажется удивительным, что оно вообще происходит. И в самом деле, человек отличается сравнительно низкой плодовитостью. Сперматозоиды остаются живыми и сохраняют способность к оплодотворению в течение не более 24—48 ч после введения их в женские половые пути, тогда как яйцо теряет способность быть оплодотворенным примерно через 24 ч после овуляции. Кроме того, сперматозоиды — клетки чрезвычайно нежные: их цитоплазма содержит очень небольшой запас

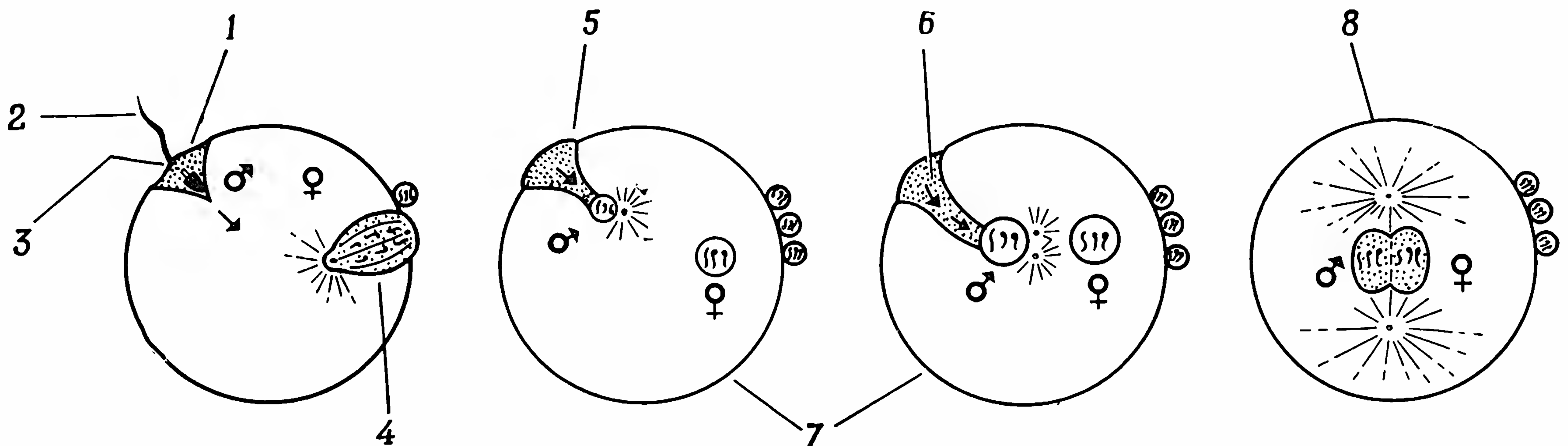


Рис. 545. Схема последовательных стадий соединения яйца и сперматозоида во время оплодотворения.

1 — головка и средняя часть сперматозоида; 2 — хвост сперматозоида; 3 — воспринимающий бугорок; 4 — второе мейотическое деление; 5 — путь проникновения; 6 — сближение ядер; 7 — образование полярных телец; 8 — слияние ядер.

питательных веществ, они чувствительны к температуре, незначительным изменениям pH и т. п. Еще одну опасность представляют лейкоциты эпителия влагалища, которые фагоцитируют миллионы сперматозоидов. Однако благодаря большой частоте половых сношений и огромному числу сперматозоидов, вносимых при каждой эякуляции, человек не только обеспечивает сохранение своего вида, но и увеличивает свою численность с угрожающей быстротой.

345. РАЗВИТИЕ И ИМПЛАНТАЦИЯ БЛАСТОЦИСТА (У ЧЕЛОВЕКА)

Дробление оплодотворенного яйца начинается примерно через 30 ч после осеменения, и интервалы между последовательными митозами составляют около 10 ч. К тому времени, когда оплодотворенное яйцо попадает в матку (вероятно, через 3—7 дней после оплодотворения), оно представляет собой плотный шарик, состоящий примерно из 32 клеток и называемый *морулой*. Если оплодотворенное яйцо слишком быстро проходит по фаллопиевой трубе и попадает в матку преждевременно, то оно не может закрепиться в ее стенке.

Оказавшись в полости матки, развивающееся яйцо начинает дифференцироваться и превращается в *бластоцист* (рис. 546), который состоит из наружного слоя клеток (*трофобласта*) и внутренней клеточной массы — *шаровидного скопления клеток*, прикрепленного изнутри к одному из полюсов трофобласта и представляющего собой материал для построения зародыша. На этой стадии яйцо имплантируется в эндометрий (слизистую матки), выделяя ферменты, которые разрушают клетки эндометрия,

так что бластоцист вступает в непосредственный контакт с кровеносными сосудами матери (рис. 547). Клетки трофобласта растут и быстро делятся; вместе с соседними клетками эндометрия — с так называемой *отпадающей оболочкой* (*decidua*) — они образуют плаценту и плодные



Рис. 546. Микрофотография бластоциста человека.

оболочки. Разрушенный участок эндометрия в месте проникновения бластоциста восстанавливается, и клетки его смыкаются над бластоцистом, который целиком лежит теперь внутри эндометрия.

Такую же реакцию эндометрия можно вызвать, стимулируя слизистую матки у крысы уколom стеклянной иглы (крысе предварительно вводят эстрадиол и прогестерон). При этом наблюдается *ложная беременность*: в матке

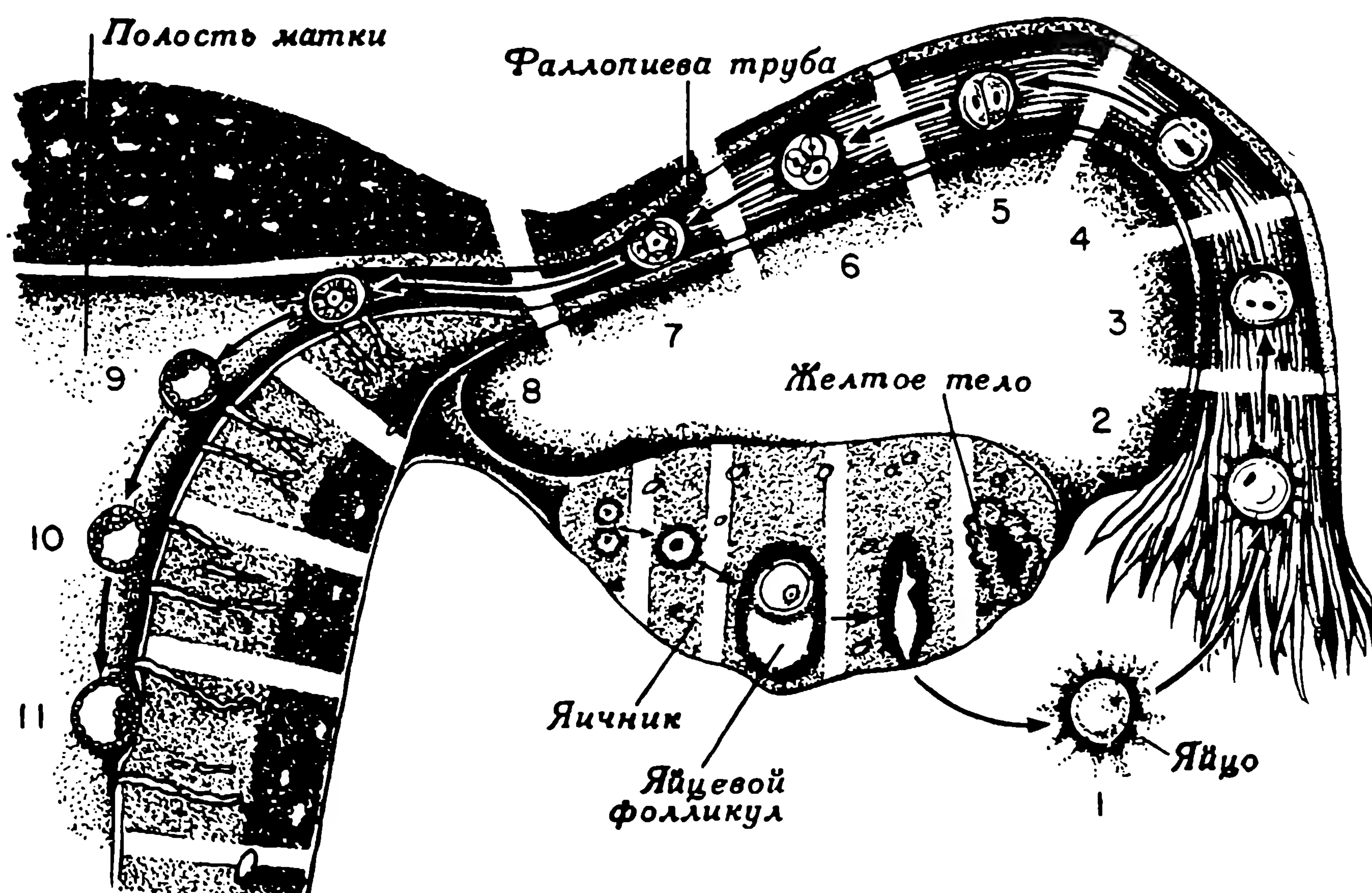


Рис. 547. Развитие яйца.

Созревшее в яйцевом фолликуле яйцо освобождается, т. е. происходит овуляция (1); затем в верхней части фаллопиевой трубы происходит оплодотворение (2); во время прохождения оплодотворенного яйца по фаллопиевой трубе оно дробится (3—7), образуя эмбрион, который развивается (8—10) и имплантируется в стенку матки (11).

в течение некоторого времени происходят такие изменения, как если бы в ней находился эмбрион.

Трофобласт вначале состоит из двух слоев клеток: внутреннего *цитотрофобласта*, построенного из отдельных клеток, и наружного *синцитиального трофобласта* — многоядерного синцития. Клетки трофобласта переваривают и фагоцитируют материалы, запасенные в эндометрии до имплантации. Вскоре трофобласт оказывается в прямом контакте с материнской кровью и начинает получать из нее питательные вещества.

У небеременной женщины примерно через 14 дней после овуляции наступает менструация. Для того чтобы предотвратить это, эмбрион, по-видимому, как-то сигнализирует материнскому организму о своем существовании. Если учесть время, необходимое для прохождения яйца по яйцеводу, и те несколько дней, в течение которых оплодотворенное яйцо находится в полости матки, окажется, что между овуляцией и имплантацией проходит примерно 11 дней; таким образом, времени для подачи сигнала, который мог бы предотвратить менструацию, совсем немного. Довольно часто этот сигнал запаздывает, наступает менструация и эмбрион гибнет. Женщина была беременной (т. е. в ее половых путях находилось оплодотворенное яйцо), но она никогда не узнает об этом, так как менструация началась в обычное время. Одно из главных проявлений активности трофобласта — секреция *хорионического гонадотропина*, выделяемого, вероятно, клет-

ками цитотрофобласта. Этот гормон сходен по своему действию с лютеинизирующим и лютеотропным гормонами гипофиза: он предотвращает инволюцию желтого тела. Выделение хорионического гонадотропина начинается со дня имплантации трофобласта в эндометрий.

С процессом имплантации яйца связаны два вопроса, представляющие общебиологический интерес. Почему инвазия трофобласта в эндометрий, как правило, прекращается сразу же после установления связи с материнской кровью и трофобласт не ведет себя так, как вела бы себя группа раковых клеток? И почему клетки материнского организма не реагируют на трофобласт так, как если бы это был трансплантат, — не вызывают его отторжения, как это происходит при пересадке кожи от другой, генотипически отличной особи того же вида (разд. 246)? Ведь клетки трофобласта имеют генотип развивающегося зародыша, т. е. генотипически отличны от материнского организма.

346. ПИТАНИЕ ЭМБРИОНА

После имплантации в слизистую матки эмбрион продолжает развиваться; вначале он получает питание путем ферментативного разрушения непосредственно окружающих его клеток стенки матки, а позднее — путем всасывания необходимых веществ из крови матери через кровеносные сосуды плаценты.

Новое человеческое существо развивается только из внутренней клеточной массы, т. е. из клеток, лежащих на одной стороне того

полого шарика, который первоначально внедряется в стенку матки; из других клеток образуются оболочки, служащие для питания и защиты развивающегося плода и в конце концов образующие часть последа. Проблема снабжения эмбриона питательными веществами в период его развития в разных группах позвоночных решается по-разному.

Сравнительно крупные яйца рыб и амфибий содержат желток, который служит источником необходимых белков, жиров и углеводов; эти яйца откладываются и развиваются в водной среде, доставляющей им кислород, соли и саму воду. Эмбрионы всех животных снабжены так называемым *желточным мешком* — мешковидным выростом пищеварительного тракта, который обрастает желток, переваривает его и делает запасенные в нем питательные вещества доступными для остальных частей организма.

Рептилии и птицы обычно откладывают яйца на суше. Поэтому их яйца снабжены скорлупой, предохраняющей их от высыхания, и добавочными оболочками для защиты и питания эмбриона. Знакомый нам «белок» куриного яйца служит дополнительным запасом белковой пищи и воды для развивающегося в яйце эмбриона до момента вылупления. Как скорлупа, так и белок яйца у рептилий и птиц вырабатываются железами, находящимися в стенке яйцевода, при прохождении по яйцеводу яйца.

347. ЗАРОДЫШЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ

У рептилий, птиц и млекопитающих в процессе эволюции развилось несколько зародышевых оболочек, служащих для защиты и питания эмбрионов. Эти зародышевые оболочки — *амнион*, *хорион* и *аллантоис* — представляют собой листки ткани, вырастающие из самого эмбриона: амнион и хорион растут из стенки тела, окружая эмбрион со всех сторон (рис. 548), а аллантоис — из стенки пищеварительного тракта; аллантоис служит для всасывания питательных веществ.

Образование амниона — сложный процесс, различающийся в деталях у разных видов; однако амнион всегда возникает из складки стенки тела, которая обрастает эмбрион и смыкается над ним (рис. 548). Пространство, образующееся между эмбрионом и амнионом, называемое *амниотической полостью*, наполняется прозрачной водянистой жидкостью, выделяемой как эмбрионом, так и амнионом. Эмбрионы высших позвоночных до самого рождения находятся в наполненной жидкостью

пузыре, лежащем внутри матки. Амниотическая жидкость предотвращает потерю эмбрионом воды, служит защитной подушкой, смягчающей удары и препятствующей прилипанию амниотической оболочки к эмбриону, и в то же время создает эмбриону возможность для некоторой подвижности. У человека и других млекопитающих во время родов давление, создаваемое сокращением мускулатуры матки, которое передается через амниотическую жидкость, способствует расширению шейки матки; позже амнион обычно разрывается, освобождая незадолго до рождения плода около 1 л амниотической жидкости — так называемых околоплодных вод. Иногда амнион остается целым и головка рождающегося ребенка бывает заключена в эту оболочку. О таких случаях говорят, что ребенок родился «в сорочке».

Амнион развивается из внутреннего листка первоначальной складки стенки тела; из наружного листка образуется вторая оболочка — *хорион*. Эта оболочка у рептилий и птиц соприкасается с внутренней поверхностью скорлупы яйца, а у млекопитающих примыкает к клеткам стенки матки.

Аллантоис, как и желточный мешок, представляет собой вырост пищеварительного тракта. Он растет между амнионом и хорионом, и в таком яйце, как куриное, где аллантоис хорошо развит и активно функционирует, он заполняет почти все пространство между этими двумя оболочками. В яйцах рептилий и птиц аллантоис служит местом накопления азотистых отходов метаболизма. Печка развивающегося эмбриона выделяет продукты азотистого обмена в форме мочевой кислоты. Сравнительно малорастворимая мочевая кислота откладывается в виде кристаллов в полости аллантоиса и отбрасывается вместе с аллантоисом при вылуплении молодых особей из яйца.

Аллантоис сливается с хорионом, образуя *хориоаллантоис* — оболочку, богатую кровеносными сосудами, через которую эмбрион поглощает кислород, отдает углекислоту и выделяет продукты обмена; поэтому если скорлупу покрыть воском, то эмбрион «задохнется». У человека аллантоис невелик, и роль его сводится к тому, что от него идут кровеносные сосуды к плаценте, а желточный мешок не выполняет вовсе никакой функции. При вылуплении цыпленка из яйца или при рождении ребенка большая часть аллантоиса и все другие оболочки отбрасываются. Однако основание аллантоиса — часть, которая первоначально соединялась с пищеварительным трактом, — остается внутри тела и становится частью мочевого пузыря.

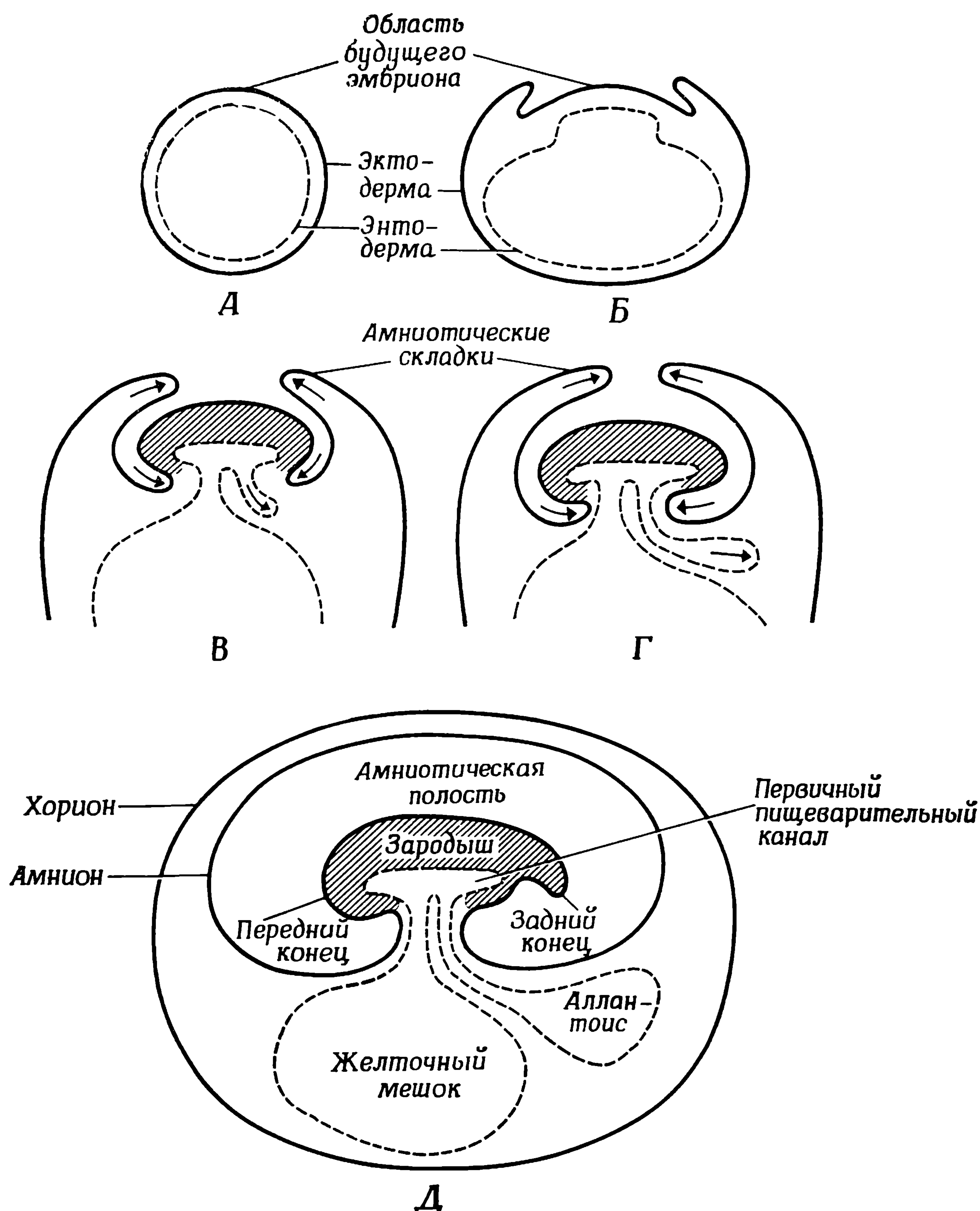


Рис. 548. Последовательные этапы (А — Д) образования зародышевых оболочек (амниона, хориона, желточного мешка и аллантоиса) у типичного млекопитающего — свиньи.

Стрелки показывают направление роста и образования складок.

По мере роста человеческого эмбриона тот участок на его брюшной стороне, от которого росли складки амниона, желточного мешка и аллантоиса, относительно суживается и края амниотических складок сближаются, образуя трубку, в которой заключены другие оболочки. Эта трубка — *пупочный канатик* (пуповина), который содержит, помимо желточного мешка и аллантоиса, крупные кровеносные сосуды; через эти сосуды эмбрион получает питание из стенки матки. Пупочный канатик состоит главным образом из особого студнеобразного материала, нигде больше не встречающегося. Он имеет толщину около 1 см, длину около 70 см и обычно спирально закручен; иногда

плод¹ проходит через петлю, образованную пупочным канатиком, и канатик завязывается в настоящий узел.

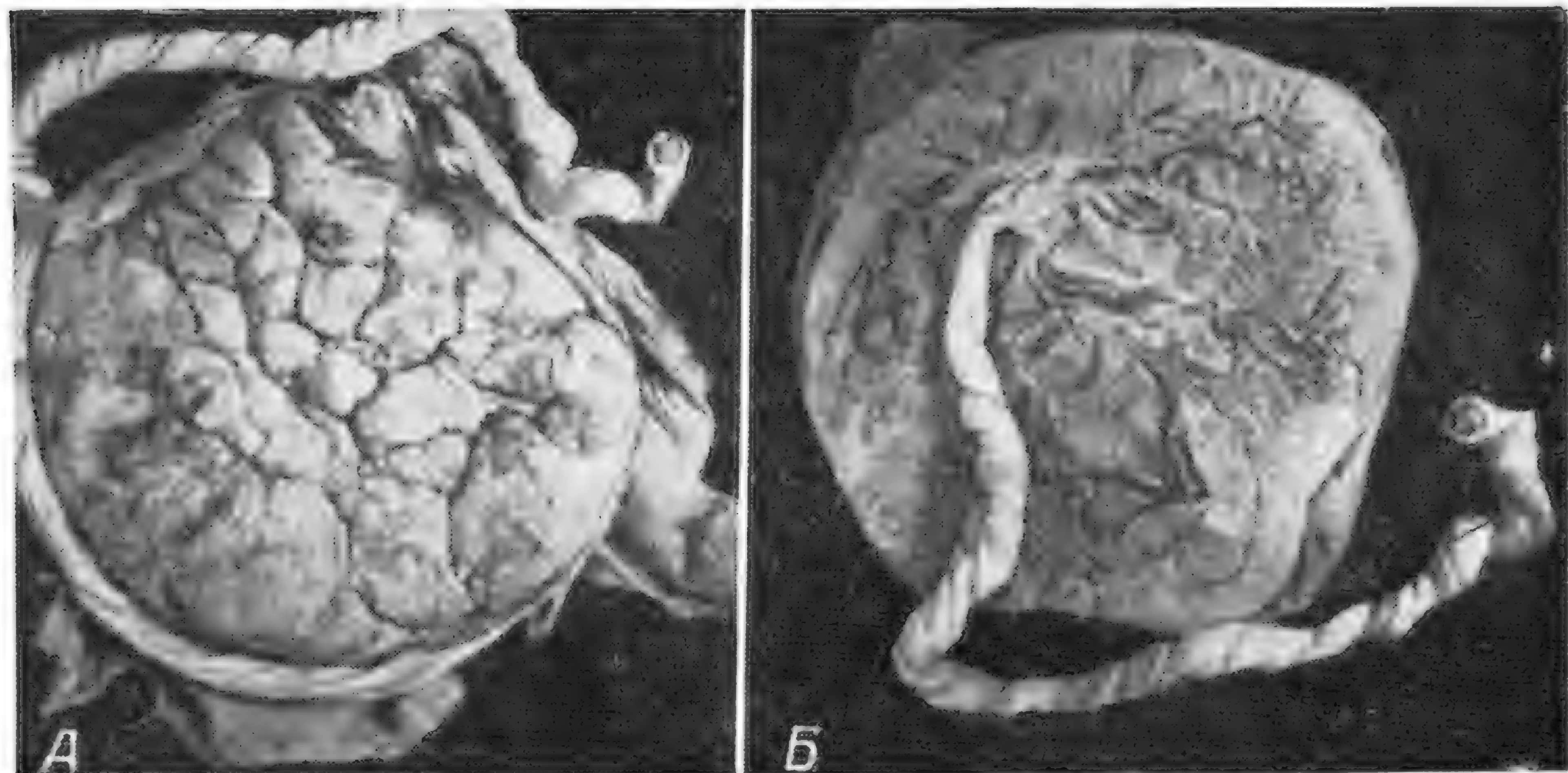
348. ПЛАЦЕНТА

У человека и высших млекопитающих хорион на большей части своей поверхности тонок, но у наружного конца пупочного канатика

¹ После того как зигота (оплодотворенное яйцо) начала делиться, ее называют *эмбрионом*, или *зародышем*. С того времени, когда эмбрион начинает приобретать сходство с человеческим существом (примерно через два месяца после оплодотворения), и до момента родов его называют *плодом*.

Рис. 549. Плацента в конце нормальной беременности.

А. Сторона, обращенная к матке. Б. Сторона, обращенная к плоду.



на нем развиваются пальцеобразные выросты, так называемые *ворсинки*, врастающие в ткань матки. Эти ворсинки вместе с тканями стенки матки, в которую они погружены, образуют *плаценту* — орган, при помощи которого развивающийся эмбрион получает пищу и кислород и освобождается от углекислоты и ненужных продуктов обмена (рис. 549). Ворсинки содержат множество капилляров; в эти капилляры кровь эмбриона поступает через ветвь одной из двух пупочных артерий, а оттекает по *пупочным венам*. Участок эндометрия, образующий плаценту, утолщен, обильно снабжен кровеносными сосудами и представляет собой массу губчатой ткани, наполненной кровью матери. Кровь матери не смешивается с кровью плода ни в плаценте, ни где-либо в другом месте; кровь плода в капиллярах ворсинок хориона приходит в тесное соприкосновение с материнской кровью, находящейся в тканях между этими ворсинками, но всегда отделена от нее мембраной; через эту мембрану вещества проходят либо путем диффузии, либо в результате какого-то активного процесса, требующего затраты энергии. По мере развития плода плацента, конечно, тоже растет. К моменту родов она представляет собой толстый диск от 15 до 20 см в диаметре, 2—3 см толщиной и массой около 500 г. Ткань плаценты очень активна, она пропускает через себя большое количество крови и потребляет много кислорода. Перед родами через кровеносные лакуны плаценты, имеющие общий объем около 140 мл и поверхность около 11 м², за 1 мин проходит примерно 600 мл материнской крови. В то же время за 1 мин в плаценту по двум пупочным артериям поступает около 300 мл крови плода. Потребление кислорода плацентой (около

10 л/мин на 1 г ткани) вдвое превышает потребление его тканями плода. Плацента служит не только органом питания, выделения и дыхания плода, но и важной эндокринной железой (разд. 281).

Матка тоже увеличивается по мере роста плода, и к концу 9-го месяца ее масса в 24 раза больше, чем в начале беременности. После 6 мес беременности верхний конец матки находится на уровне пупка, а к концу 8-го месяца — на уровне нижнего конца грудины. Плод внутри матки принимает характерное положение: ручки и ножки скрещены и согнуты в локтевом, тазобедренном и коленном суставах, спина согнута дугой, а головка наклонена и повернута в одну сторону. К моменту родов плод обычно бывает обращен головкой вниз, так что головка выходит первой; иногда же первыми показываются ягодички или ноги, и в этих случаях роды бывают более трудными.

349. РОДЫ

Продолжительность беременности у человека, считая от последней менструации до рождения ребенка, в норме составляет 280 дней. Дети, родившиеся в сроки от 28 до 45 недель после последней менструации, могут выжить. Факторы, непосредственно вызывающие роды после завершения периода беременности, неизвестны. Роды начинаются с длинного ряда непроизвольных сокращений матки — так называемые *родовые схватки*. Роды можно подразделить на три периода. Во время первого периода, продолжающегося около 12 ч, в результате сокращения матки плод продвигается вниз, по направлению к шейке матки; шейка при этом расширяется, так что плод может пройти через нее. В конце

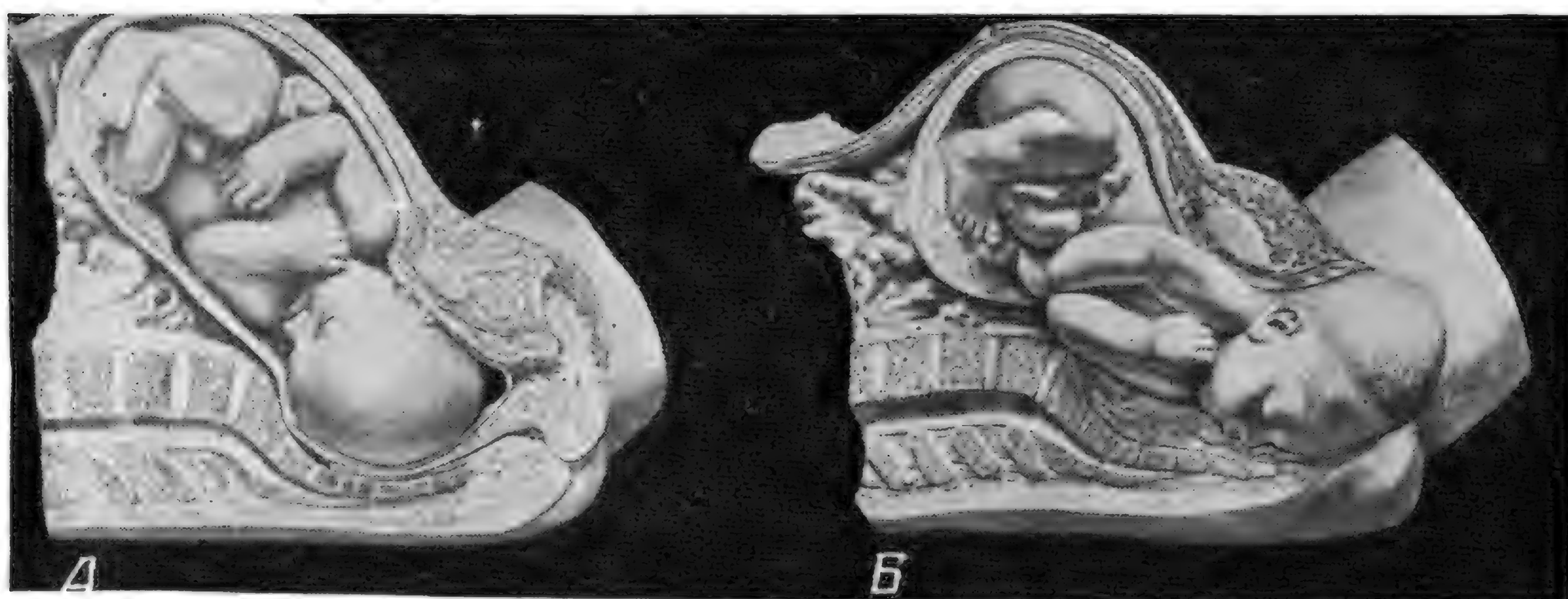


Рис. 550. Муляжи, показывающие процесс родов.

А. Головка проходит через расширенную шейку матки в верхнюю часть влагалища. Б. Головка проходит через отверстие влагалища.

этого периода амнион обычно разрывается, освобождая амниотическую жидкость, которая вытекает через влагалище. Во втором периоде, нормально продолжающемся от 20 мин до 1 ч, плод проходит через шейку матки и влагалище и «рождается» — происходит изгнание плода (рис. 550). Плод выталкивается из матки в результате совместного действия сокращений мускулатуры матки и мышц брюшной стенки. При каждом сокращении матки женщина задерживает дыхание и напрягает мышцы живота.

После изгнания плода, еще до перерезки пуповины, сокращения матки могут выдавливать значительную часть крови плода из плаценты обратно в тело ребенка. Когда пульсация сосудов пуповины прекращается, пуповину перевязывают и отрезают, отделяя ребенка от матери. Остаток пуповины постепенно съезжается, и в конце концов от нее не остается ничего, кроме углубленного рубца, называемого *пупком*. В последний период родов, который обычно продолжается 10—15 мин после рождения ребенка, в результате нового ряда сокращений матки плацента и плодные оболочки отделяются от слизистой матки и выталкиваются наружу. У человека и некоторых других млекопитающих, у которых плацента очень прочно соединена с эндометрием, это сопровождается некоторой потерей крови. У других млекопитающих, у которых плодные оболочки не так тесно соединены со слизистой матки, плацента отстает от стенки матки без кровотечения. После родов матка уменьшается в размерах, и ее слизистая быстро восстанавливается.

По-видимому, у женщин развитых стран роды бывают более трудными, чем у женщин первобытных племен, и часто требуют специальной помощи. Иногда приходится вводить лекарственные вещества (например, окситоцин), усиливающие сокращения матки, или содействовать выходу плода при помощи акушерских щипцов. У некоторых женщин отверстие таза слишком узко, и ребенок не может пройти через него. В таких случаях плод извлекают, делая разрез в стенке живота и передней стенке матки. Эту операцию называют «кесаревым сечением», хотя вряд ли Юлий Цезарь действительно появился на свет таким способом (его мать была еще жива, когда он был взрослым человеком). Возможно, название операции происходит от латинского слова *caedere* («резать») или от *lex cesarea* (название римского закона, по которому надлежало вскрывать умирающую беременную женщину и пытаться спасти ее нерожденного ребенка).

Довольно часто (несколько больше чем в 20% всех случаев установленной беременности) ребенок рождается еще до того, как он станет способным к самостоятельному существованию. В таких случаях говорят, что произошел *аборт*, или *выкидыш*. Выкидыш бывает обусловлен неправильной имплантацией, нарушением функции плаценты или травмой, перенесенной матерью.

У разных млекопитающих детеныши рождаются в весьма различном состоянии. У некоторых видов, например у крысы, детеныши рождаются слепыми, лишенными шерсти и беспомощными; у других видов, например у мор-

ской свинки, они хорошо развиты, способны ходить и есть твердую пищу. Существуют также большие различия в относительном весе новорожденных детенышей (в сравнении с весом матери): у белого медведя он составляет 0,1 % веса матери, у человека — уже около 5 %, а у летучей мыши иногда достигает 33 %.

350. ПИТАНИЕ ГРУДНОГО РЕБЕНКА

Во время беременности молочные железы и их протоки увеличиваются, стимулируемые эстрадиолом и прогестероном. Объем груди увеличивается также за счет отложения жира и наполнения сосудов кровью. Каждая грудь увеличивается в объеме в среднем примерно на 200 см³, однако прирост объема может достигать 800 см³. Секреция молока (лактация) начинается под действием гормонов яичников и передней и задней долей гипофиза, однако для продолжения лактации необходимо кормить ребенка грудью. Если не кормить новорожденного, то секреция молока через несколько дней прекращается и железы уменьшаются в размере, а у кормящей матери они продолжают выделять молоко в течение 6—9 мес

и даже дольше. Прежде женщины нередко кормили своих детей грудью целых полтора года.

Молоко — отличный пищевой продукт, содержащий белки, жиры и углеводы. Однако в нем не хватает некоторых веществ, в частности железа и витаминов С и D; поэтому в настоящее время к рациону грудного ребенка примерно на 2-м месяце начинают добавлять яйца в качестве источника железа, апельсиновый сок и рыбий жир в качестве источников витаминов. Содержание питательных веществ в молоке различных млекопитающих неодинаково; поэтому при вскармливании ребенка коровьим молоком последнее нужно разбавлять, а также добавлять в него сахар, чтобы приблизить его по составу к женскому молоку.

Широко распространенное представление о том, что после рождения ребенка новое зачатие невозможно, верно лишь отчасти. У женщины, не кормящей ребенка грудью, овуляция может произойти уже на 6-й неделе после родов. Кормление грудью не всегда тормозит овуляцию и менструации, но у кормящих женщин первая овуляция обычно наступает позднее, хотя даже у них она может произойти на 12-й неделе после родов.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Деление, рост и дифференцировка оплодотворенного яйца, в результате которых образуется такая сложная и совершенная система, как взрослое животное или растение, — это, несомненно, одно из самых удивительных биологических явлений. В каждом новом индивидууме с необычайной точностью воспроизводятся все детали строения взрослого организма, а многие органы даже начинают функционировать еще в период своего формирования. Например, сердце человеческого эмбриона начинает сокращаться уже в конце первого месяца беременности, задолго до завершения его развития.

Процессы дробления яйца, образования бластулы и гастрюляция происходят в самых общих чертах одинаково почти у всех многоклеточных животных. Дальнейшее развитие может протекать совершенно по-разному у животных, принадлежащих к разным типам, но довольно сходно у родственных между собой форм.

351. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ

Развитие новой особи начинается с образования яйцеклеток и сперматозоидов у представителей родительского поколения. В процессе гаметогенеза (разд. 81) в результате мейоза число хромосом в гаметах уменьшается вдвое — происходит переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное; поэтому гены, которые окажутся объединенными в новых особях и будут управлять их развитием, отбираются случайно. Яйцеклетка растет и накапливает в своей цитоплазме разнообразные вещества, за счет которых будет существовать оплодотворенное яйцо на ранних стадиях развития. Сперматозоид созревает и превращается из сферической клетки в гамету, приспособленную к активному движению, что дает ей возможность приблизиться к яйцу и оплодотворить его.

Второй этап развития — оплодотворение яйца — начинается с различных процессов, обеспечивающих встречу родительских особей и одновременное выделение ими гамет, после чего сперматозоид проникает в яйцеклетку и наступает активация оплодотворенного яйца,

которое начинает развиваться. Процесс активации иногда сопровождается значительными перемещениями различного органообразующего материала в цитоплазме яйца.

На третьем этапе развития оплодотворенное яйцо претерпевает ряд быстро следующих друг за другом митотических делений — так называемое *дробление*. В результате дробления получается либо сплошная масса клеток, либо полый клеточный шарик — *бластула*, полость которой (*бластоцель*) окружена одним слоем клеток — *бластодермой*. Во время делений дробления размеры эмбриона не увеличиваются, а образующиеся клетки (*бластомеры*) становятся с каждым делением все меньше. Поскольку энергию для процесса дробления доставляет расщепление гликогена и других питательных веществ, запасенных в цитоплазме яйца, общая масса бластулы (ее сухая масса) может даже уменьшиться по сравнению с массой неоплодотворенной яйцеклетки.

Четвертая стадия — *гастрюляция* — приводит к образованию из однослойной бластодермы двух или нескольких слоев клеток, так называемых *зародышевых листков*. Тело высшего животного состоит из ряда различных тканей и органов; все они ведут свое происхождение от трех зародышевых листков; *эктодермы*, *мезодермы* и *энтодермы*. Из наружной эктодермы образуются эпидермис кожи и нервная система; внутренний слой — энтодерма — образует выстилку желудочно-кишечного тракта и пищеварительные железы, и, наконец, средний слой — мезодерма — дает начало мышцам, сосудистой системе, выстилке целомической полости, органам размножения и выделительной системе, а также костной и хрящевой тканям, из которых состоит скелет.

В процессе гастрюляции часть бластодермы уходит вглубь и оказывается внутри той части бластодермы, которая остается на поверхности. Эта наружная часть становится эктодермой, а из ушедшего внутрь материала образуются энтодерма и мезодерма. Клетки будущих энтодермы и мезодермы могут погружаться вглубь в результате впячивания (*инвагинации*) одного участка бластодермы. Таким путем из простого

клеточного шарика образуется мешочек с двойными стенками, называемый *гастроулой*; соответственно процесс его образования называется *гастроуляцией*. Отделение мезодермы от энтодермы внутри гастроулы происходит у различных животных совершенно разными способами. Полость двустенной гастроулы, образовавшейся путем инвагинации, называется *архентероном* (полостью первичной кишки), а отверстие, ведущее из нее наружу, — *бластопором*.

Гастроцель (или часть его) становится полостью пищеварительного тракта. Бластопор превращается у кишечнополостных в ротовое отверстие, а у иглокожих и хордовых — в анальное отверстие. У моллюсков, кольчатых червей и членистоногих бластопор разделяется на два отверстия, одно из которых образует рот, а другое — анус. Средняя часть пищеварительного тракта образуется из энтодермы, но на обоих его концах, ротовом и анальном, эктодерма впячивается внутрь и сливается с энтодермой. Таким образом, самый передний участок пищеварительного тракта (ротовая полость, или *stomodeum*) и самый задний его участок (*proctodeum*), примыкающий к анальному отверстию, выстланы не энтодермой, а эктодермой.

Следующий этап развития — это *органогенез*, в процессе которого три зародышевых листка разделяются на массы клеток меньшего объема, предназначенные для построения различных органов и частей тела взрослого животного. Каждый орган закладывается в виде эмбрионального *зачатка* — группы клеток, обособленных от остальных клеток зародыша. За органогенезом следуют рост и дифференцировка клеток в зачатках отдельных органов, и в конце концов клетки приобретают те структурные, химические и физиологические особенности, благодаря которым они могут выполнять те или иные специфические функции, так что развивающийся организм становится способным к независимому существованию.

У некоторых животных молодой организм, вышедший из яйца, представляет собой просто миниатюрную копию взрослого животного, т. е. отличается от него только размерами; у других животных детеныш лишен некоторых органов, т. е. отличается от взрослого организма не только размерами, но и морфологией, и, наконец, иногда детеныш, вылупляющийся из яйца, обладает специальными органами, отсутствующими у взрослой формы, но необходимыми молодому организму в связи с его особым образом жизни. Такого рода молодой организм, называемый *личинкой*, может вести совершенно

иной образ жизни, нежели взрослая форма. В конце концов личинка претерпевает *метаморфоз* — строение ее тела относительно быстро и довольно существенно изменяется, и она превращается во взрослое животное. Во время метаморфоза специфические личиночные признаки исчезают и появляются признаки, характерные для взрослой формы. И у молодых, и у взрослых животных организм с течением времени продолжает изменяться — происходит *старение*, которое также следует рассматривать как часть процесса развития.

352. ТИПЫ ЯИЦ

Тип развития оплодотворенного яйца существенно зависит от количества содержащегося в нем желтка, представляющего собой запас питательных веществ. Желточные гранулы различаются по составу у разных животных, но обычно они содержат то или иное количество белков, фосфолипидов и нейтральных жиров. У большинства позвоночных и у низших хордовых яйца мелкие и в них сравнительно мало желтка. Например, в яйце морского ежа *Arbacia* желточные гранулы занимают лишь около 27 % общего объема клетки. Яйца, содержащие небольшое количество желтка в виде мелких зернышек, более или менее равномерно рас-

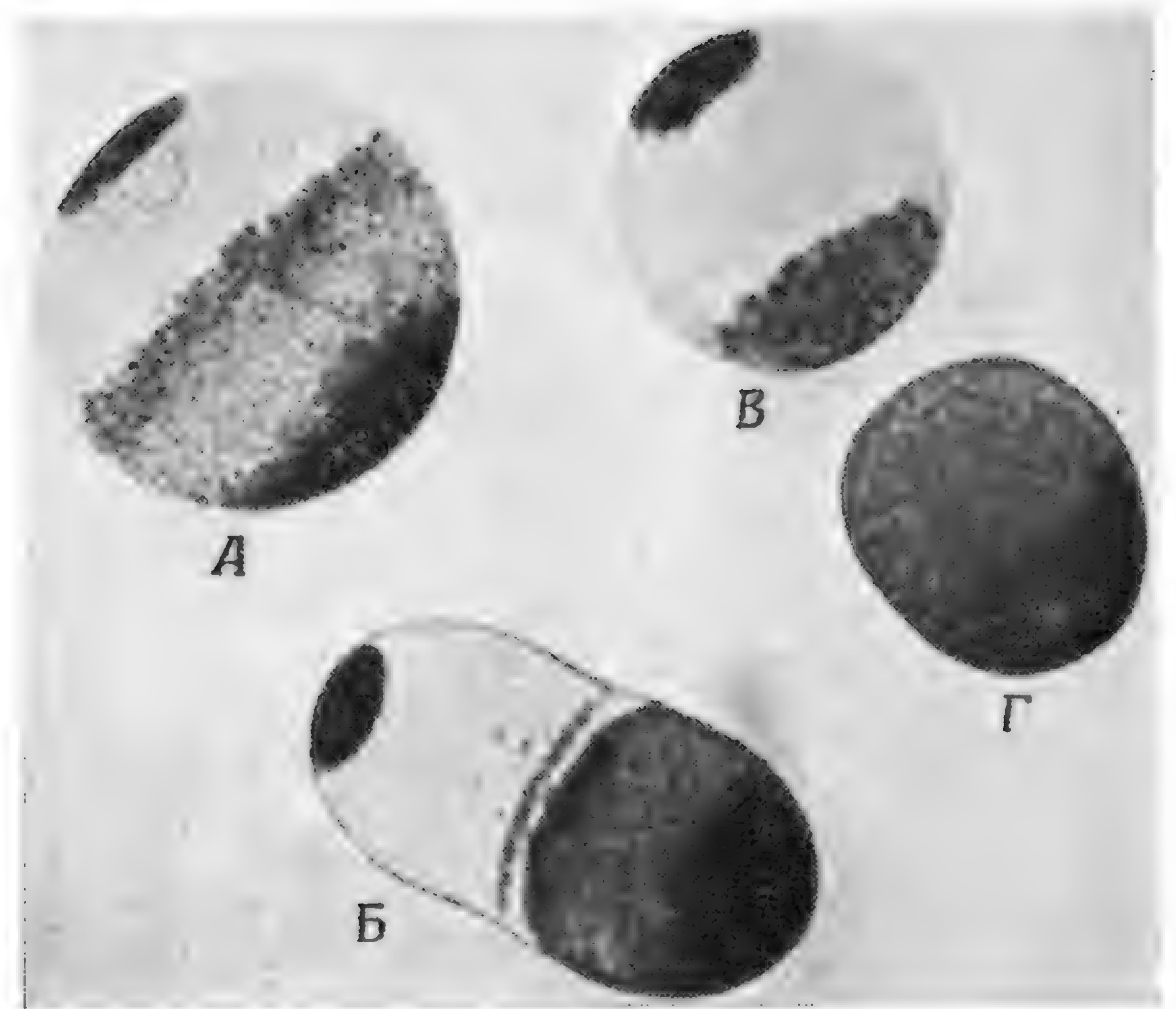


Рис. 551. Фотография яиц морского ежа *Arbacia punctulata*, подвергнутых центрифугированию для отделения легких компонентов от тяжелых.

А. Под действием слабой центробежной силы происходит расслоение компонентов яйца (А); видны (сверху вниз): жировые включения, образовавшие темную «шапку», округлое ядро, слой митохондрий, темные желточные гранулы. Дальнейшее центрифугирование приводит сначала к удлинению яйца (В), а затем к разделению его на две половинки — с ядром (В) и без ядра (Г).

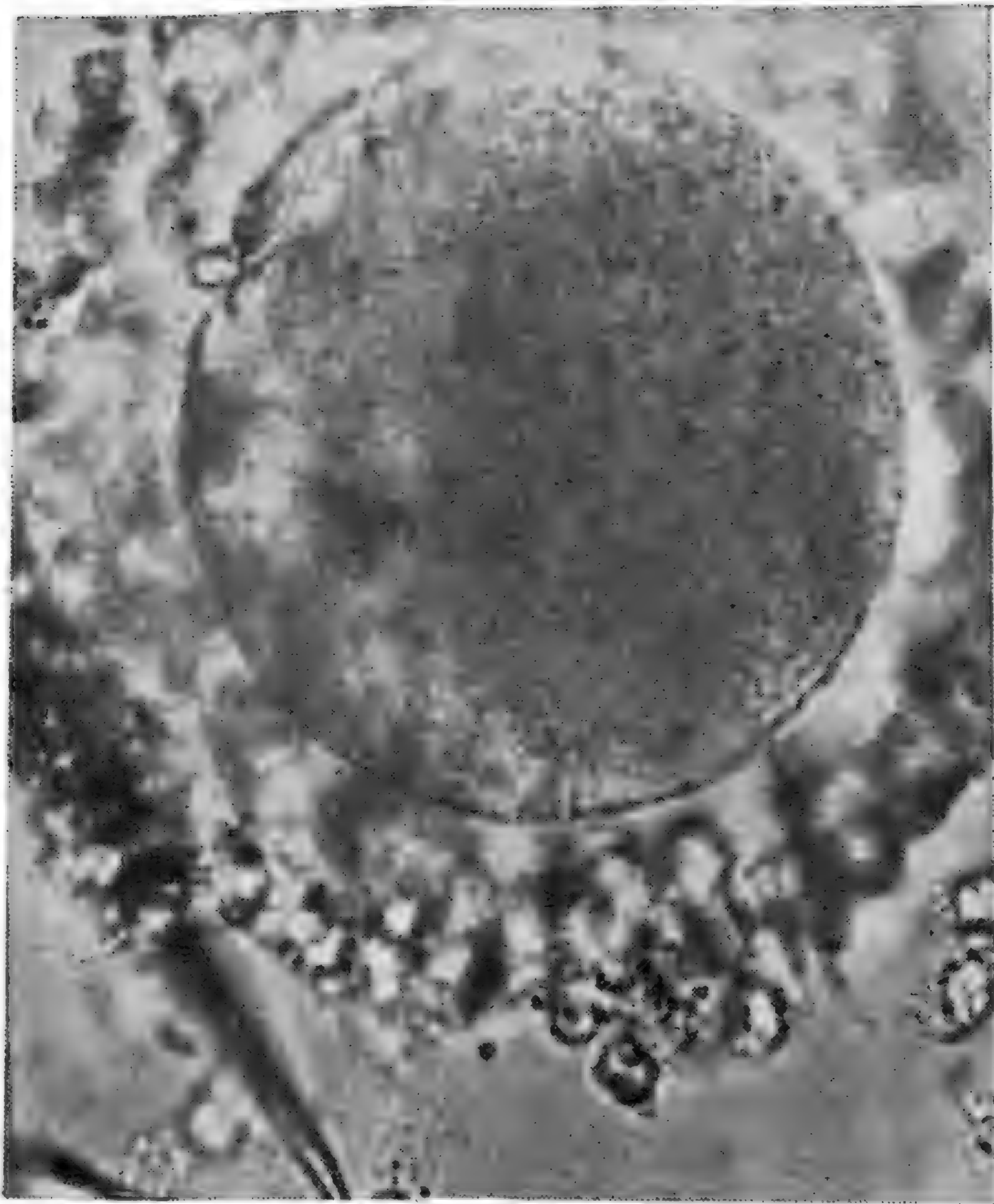


Рис. 552. Яйцо человека, выделенное из яйцевого фолликула ($\times 600$).

Крупная яйцеклетка окружена многочисленными мелкими клетками, образующими «лучистый венец» (*corona radiata*); эти клетки первоначально составляли часть фолликула. Фотография сделана во время отделения клеток лучистого венца и выделения самого яйца при помощи микроигл. В нижнем левом углу видны две иглы, которыми в этот момент выделяют ядро одной из клеток лучистого венца.

пределенных по всей цитоплазме, называются *изолецитальными* (что означает «равномерно-желточные») (рис. 551).

Яйца рыб, амфибий, рептилий и птиц содержат много желтка, обычно в форме крупных гранул, называемых *желточными пластинками*. Желток сосредоточен здесь на нижнем, или *вегетативном*, полюсе яйца, тогда как цитоплазма сконцентрирована на верхнем, или *анимальном*, полюсе. Такие яйца называются *телолецитальными* (что означает «конечножелточные»). Как у амфибий, так и у птиц в яйцах найдены два белка — *фосвитин* и *липовителлин*. *Фосвитин* — весьма необычный белок: около половины его аминокислотных остатков представляют собой фосфорилированный серин. Молекулы липовителлина значительно крупнее и содержат около 17% липида. У самок амфибий и птиц *фосвитин* синтезируется в печени и кровь переносит его в яичник. Будущая яйцеклетка поглощает его, после чего он под-

вергается дальнейшему фосфорилированию, становится менее растворимым и выпадает внутри овоцита в осадок. В яичнике лягушки обнаружена протеинкиназа, катализирующая включение фосфата из АТФ в частично фосфорилированный *фосвитин*. В яйцах амфибий желток составляет около 45% по массе, а в яйцах птиц, рептилий и костных рыб — до 90% и более. В яйцах трех последних групп животных цитоплазма образует лишь тонкий слой около поверхности клетки, утолщающийся у анимального полюса, где находится клеточное ядро. Вся центральная область клетки заполнена желточными пластинками.

Яйца членистоногих, в частности насекомых, относятся к третьему типу — *центролецитальному*. Желток сосредоточен здесь в середине клетки, а цитоплазма образует тонкий поверхностный слой; кроме того, в центре яйца имеется островок цитоплазмы, который содержит ядро.

У утконоса и ехидны небольшие, наполненные желтком яйца, сравнимые по величине с яйцами мелких ящериц, развиваются вне материнского организма. Яйца других млекопитающих очень малы и содержат сравнительно немного желтка (рис. 552). Внешне они похожи на изолецитальные яйца, но развиваются скорее по типу телолецитальных яиц; вероятно, это объясняется тем, что млекопитающие произошли от рептилий, яйца которых относятся к типу телолецитальных.

353. ДРОБЛЕНИЕ И ГАСТРУЛЯЦИЯ

После проникновения сперматозоида в яйцо происходит ряд быстро следующих друг за другом изменений — завершение мейотических делений, слияние мужского и женского пронуклеусов, сложные перемещения цитоплазматических компонентов яйца и начало дробления. У некоторых видов после оплодотворения резко повышается потребление кислорода и усиливается синтез белка. Есть данные в пользу того, что на ранних стадиях дробления синтезом белка в зиготе управляет РНК, которая синтезировалась в овоците еще до оплодотворения и, следовательно, является продуктом материнского генотипа, а не генотипа зиготы. В неоплодотворенном яйце эта РНК как бы «замаскирована» (возможно, в результате соединения с белком) и не может использоваться для трансляции, т. е. в качестве матрицы для синтеза пептидных цепей. Неоплодотворенное яйцо обычно содержит лишь одиночные рибосомы, а полирибосомы появляются только после оплодотворения. Таким образом, одно из

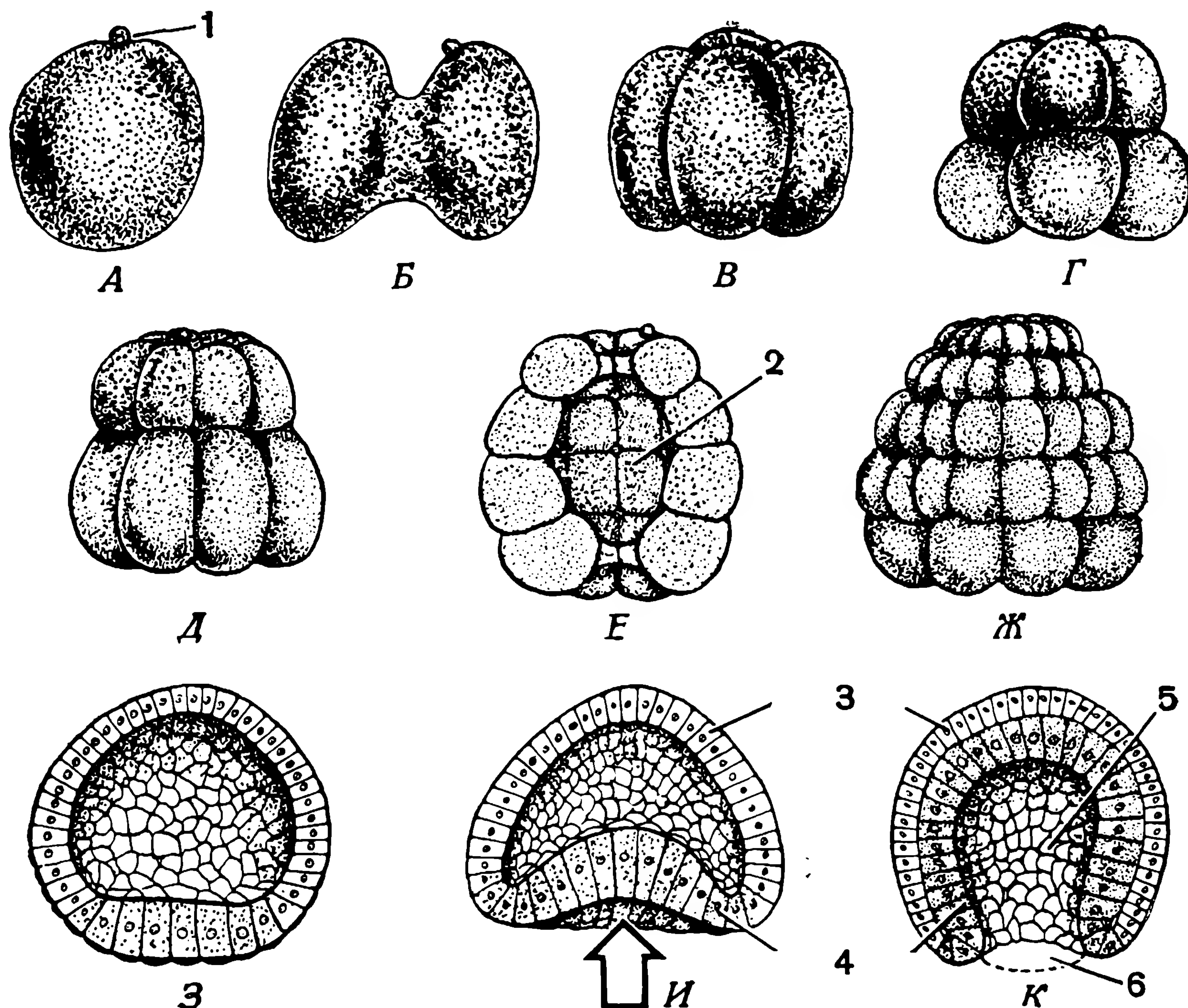


Рис. 553. Дробление и гастрюляция изолецитального яйца ланцетника (вид сбоку).

А. Зрелое яйцо с полярным тельцем. Б. Двуклеточная стадия. В. Четырехклеточная стадия. Г. Восьмиклеточная стадия. Д. 16-клеточная стадия. Е. 32-клеточная стадия (в разрезе, чтобы показать бластоцель). Ж. Бластула. З. Разрез бластулы. И. Ранняя гастрюла — на вегетативном полюсе (стрелка) начинается инвагинация. К. Поздняя гастрюла — инвагинация закончилась и образовался blastopore. 1 — полярное тельце; 2 — бластоцель; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма; 5 — полость первичной кишки; 6 — blastopore.

последствий оплодотворения состоит, по-видимому, в «демаскировании» материнской информационной РНК, которая теперь может быть использована в синтезе белков. Лишь позднее, примерно на стадии гастрюляции, начинается транскрипция генома зиготы с образованием «эмбриональной» информационной РНК, кодирующей структуру белков, которые будут участвовать в процессах гастрюляции и дальнейшего развития. Действительно ли оплодотворение ведет к активации ранее «замаскированной», неактивной материнской информационной РНК и как это происходит — еще неизвестно, но эта гипотеза вызвала большой интерес и послужила стимулом для разносторонних экспериментальных исследований.

Дробление изолецитальных яиц. Первая борозда дробления изолецитального яйца проходит через анимальный и вегетативный полюсы и расщепляет его на две одинаковые клетки (рис. 553). Вторая борозда дробления также проходит через оба полюса яйца, но под прямым углом к плоскости первого деления, так что из двух клеток образуются четыре одинаковые клетки. Третье деление происходит в горизонтальной плоскости, под прямыми углами к плоскостям двух первых делений, и из 4 клеток образуется 8 — по 4 сверху и снизу от третьей борозды дробления. В результате дальнейших делений образуются 16, 32, 64, 128 кле-

ток и т. д., пока не получится полый клеточный шарик, называемый *бластулой*. Стенка бластулы, *бластодерма*, состоит из одного слоя клеток, окружающих центральную полость (*бластоцель*).

В результате впячивания внутрь (инвагинации) одного из участков бластодермы однослойная бластула превращается в двуслойное сферическое образование — *гастрюлу*. При этом инвагинирующий участок в конце концов приходит в соприкосновение с противоположной стенкой, и бластоцель исчезает. Вновь образовавшаяся полость гастрюлы называется *первичной кишкой* (архентероном); она открывается наружу *blastopore* в том месте, где началось впячивание бластодермы при гастрюляции. Наружный слой двойной стенки гастрюлы представляет собой *эктодерму*, из которой впоследствии образуются кожа и нервная система. Внутренний слой, выстилающий первичную кишку, состоит в основном из клеток будущей энтодермы, из которой образуются пищеварительный тракт и органы, закладывающиеся в виде его выростов, — печень, поджелудочная железа и легкие; из внутреннего слоя образуются также зачаток хорды и мезодерма, из которой развиваются остальные органы тела. По мере того как гастрюла удлиняется в передне-заднем направлении, материал будущей хорды вытягивается в продольную полосу

клеток, лежащую посередине дорзальной стороны внутреннего слоя. Будущая мезодерма образует две продольные полосы клеток по обе стороны от закладки хорды. Боковые, вентральный и передний участки внутреннего слоя составляют материал будущей энтодермы.

Дробление телолецитальных яиц. Телолецитальные яйца содержат большие количества желтка; поэтому процессы дробления и гастрюляции здесь существенно видоизменяются. Деление клеток, происходящих из нижней части яйца лягушки, замедляется из-за присутствия инертного желтка, и бластула поэтому состоит из большого числа мелких клеток, расположенных у анимального полюса, и нескольких крупных клеток, лежащих у вегетативного полюса (рис. 554). В результате нижняя стенка значительно толще верхней и бластоцель оказывается смещенным вверх.

В яйцах, богатых желтком, например в курином яйце, дробление захватывает только небольшой диск цитоплазмы, расположенный у анимального полюса (рис. 555). Вначале все плоскости деления располагаются вертикально и все бластомеры образуют один слой клеток. Борозды дробления отделяют бластомеры друг от друга, но не от желтка; центральные бластомеры своими нижними концами сливаются с желтком, а бластомеры, расположенные по краям диска, не отделены ни от лежащего под ними желтка, ни от примыкающей к ним с наружной стороны цитоплазмы, еще не подвергшейся дроблению. По мере дальнейшего дробления от этой цитоплазмы отделяются новые клетки, что приводит к расширению диска, но эти новые бластомеры тоже не отграничены от подстилающего их нераздробленного желтка. В конце концов центральные бластомеры обособляются от желтка — либо в результате клеточных делений, происходящих в горизонтальной (тангенциальной) плоскости, либо в результате образования щелей под верхними частями клеток, содержащими ядра. При делении в горизонтальной плоскости образуются два бластомера: верхний, полностью окруженный плазматической мембраной, отделяющей его как от соседних клеток, так и от желтка, и нижний, который сохраняет связь с желтком. В конце концов крайние бластомеры диска и клетки нижнего слоя, примыкающие к желтку, вновь сливаются между собой, образуя единый многоядерный синцитий — так называемый *перибласт*, который не участвует в формировании зародыша. Как полагают, этот синцитий расщепляет желток и делает его питательные вещества доступными для использования растущим эмбрионом.

У птиц и некоторых рептилий обособленные бластомеры, целиком окруженные плазматической мембраной, образуют два слоя: лежащий сверху *эпибласт* и нижний тонкий слой плоских эпителиальных клеток — *гипобласт*. Гипобласт отделен от эпибласта зародышевой полостью (бластоцелем), а от находящегося еще глубже желтка — *субгерминальным пространством*; это пространство образуется только под центральным участком бластодермы. Участок бластодермы, лежащий над субгерминальным пространством, прозрачен и называется поэтому *area pellucida*, а менее прозрачная область, где бластодерма прилегает непосредственно к желтку, называется *area opaca*.

Дробление центролецитальных яиц. Дробление яиц этого типа, например яйца насекомого, начинается с деления ядра в центральном островке цитоплазмы (рис. 556). После нескольких ядерных делений, при которых цитоплазма не делится, ядра начинают перемещаться к периферии яйца; при этом каждое ядро остается окруженным небольшой частью первоначальной центральной цитоплазмы. Когда ядра подходят к поверхности яйца, окружающая их цитоплазма сливается с поверхностным слоем цитоплазмы и наружный слой яйца превращается, таким образом, в синцитий. Впоследствии цитоплазму разделяют борозды, идущие вглубь от поверхности. Образующиеся таким путем бластомеры некоторое время остаются неотделенными от массы желтка, но в конце концов обособляются от него; компоненты желтка постепенно используются для питания развивающегося эмбриона. Эту стадию можно сравнить с образованием бластулы, хотя здесь нет полости, подобной бластоцели; бластодерма окружает массу нераздробившегося желтка, а не полость.

Синтез нуклеиновых кислот в период дробления. Во время дробления в химическом составе эмбриона не происходит качественных изменений — никаких новых веществ не появляется. Общее количество ДНК возрастает, так как число ядер быстро увеличивается, а содержание ее в расчете на одно ядро остается постоянным (рис. 557). В период дробления синтезируются небольшие количества информационной и транспортной РНК, тогда как рибосомная РНК до начала гастрюляции совсем или почти совсем не образуется. По-видимому, дробление может происходить и без синтеза новой РНК, так как яйца, обработанные *актиномицином D* (тормозящим ДНК-зависимый синтез РНК), продолжают дробиться нормально. Но если обработать оплодотворенные яйца *пурумицином*, который тормозит РНК-зависи-

Рис. 554. Последовательные стадии дробления и гастрюляции теллецитального яйца лягушки (вид сбоку).

А — Г. Дробление. Д. Бластула. Е. Бластула в разрезе. Ж. Ранняя гастрюла. З. Ранняя гастрюла в разрезе. 1 — анимальный полюс; 2 — вегетативный полюс; 3 — бластоцель; 4 — бластопор; 5 — эктодерма; 6 — энтодерма.

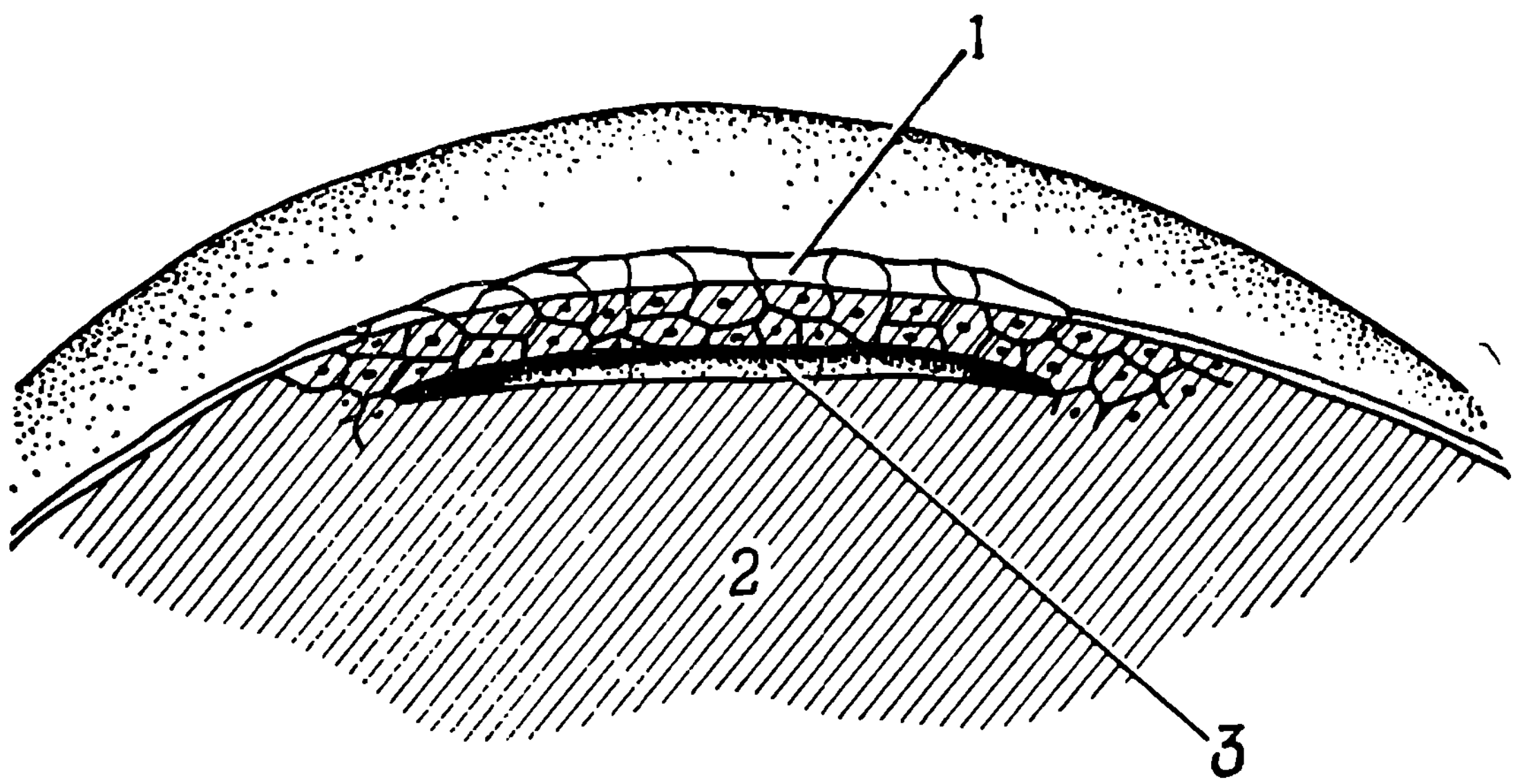
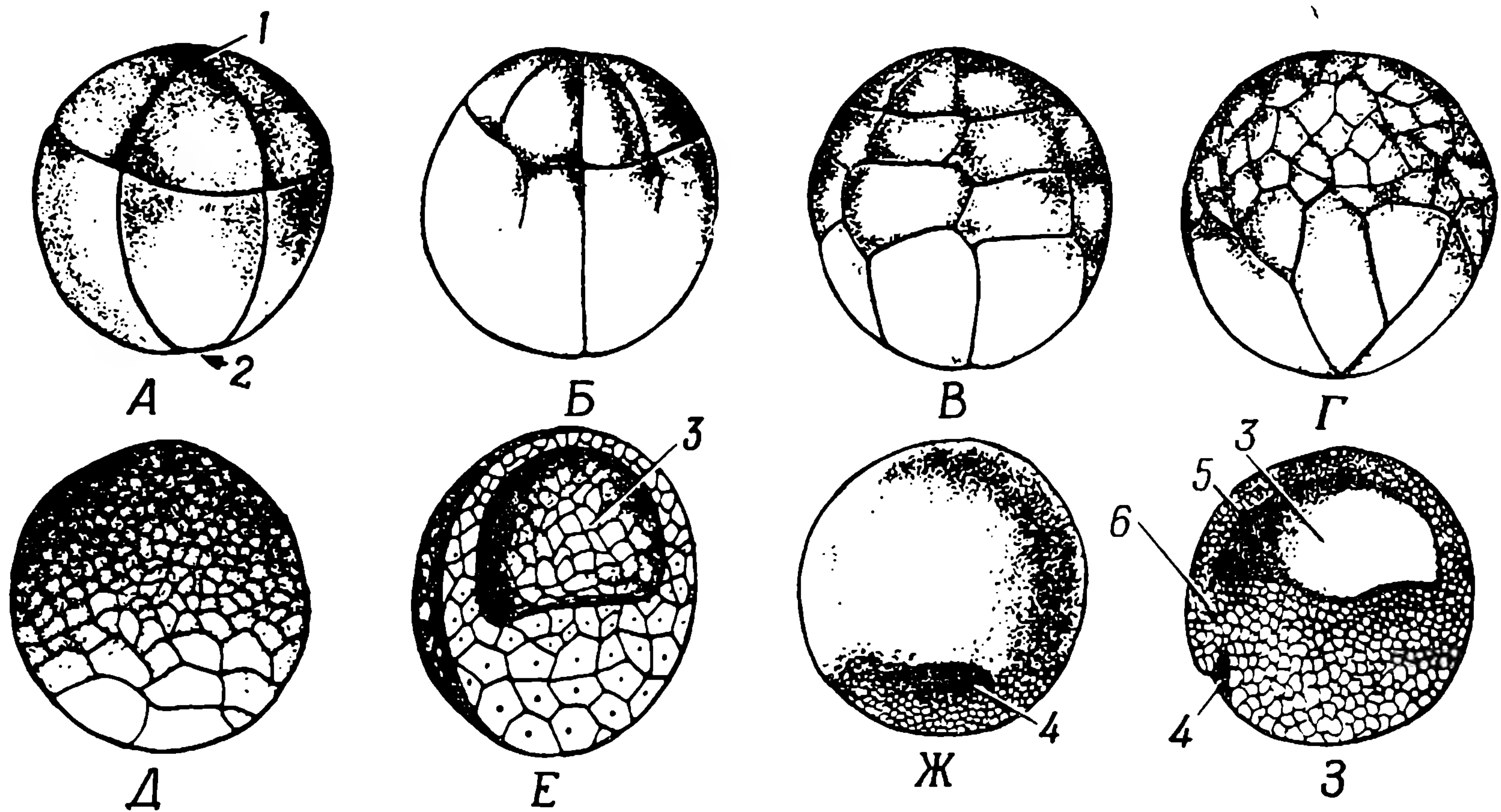
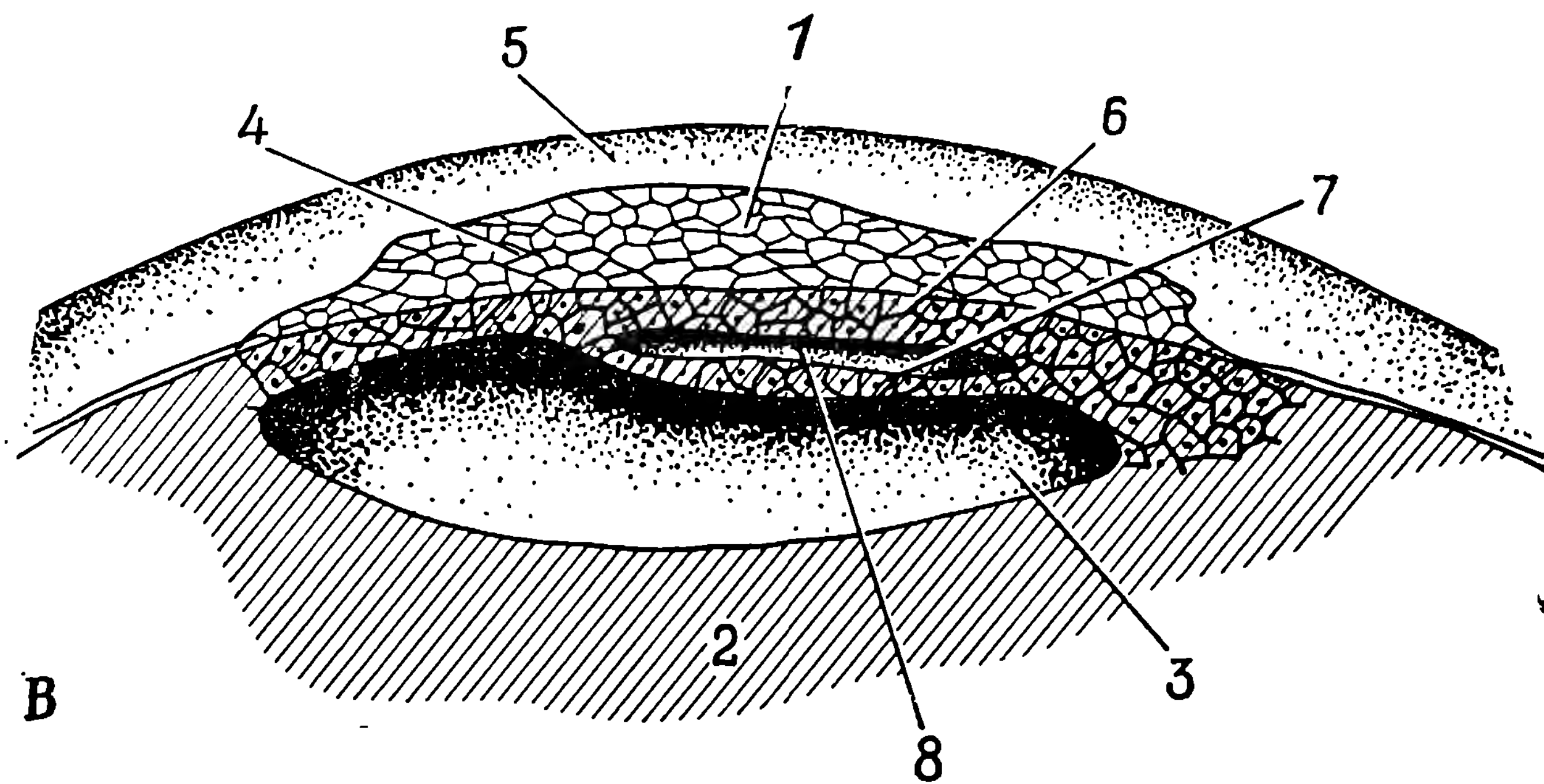
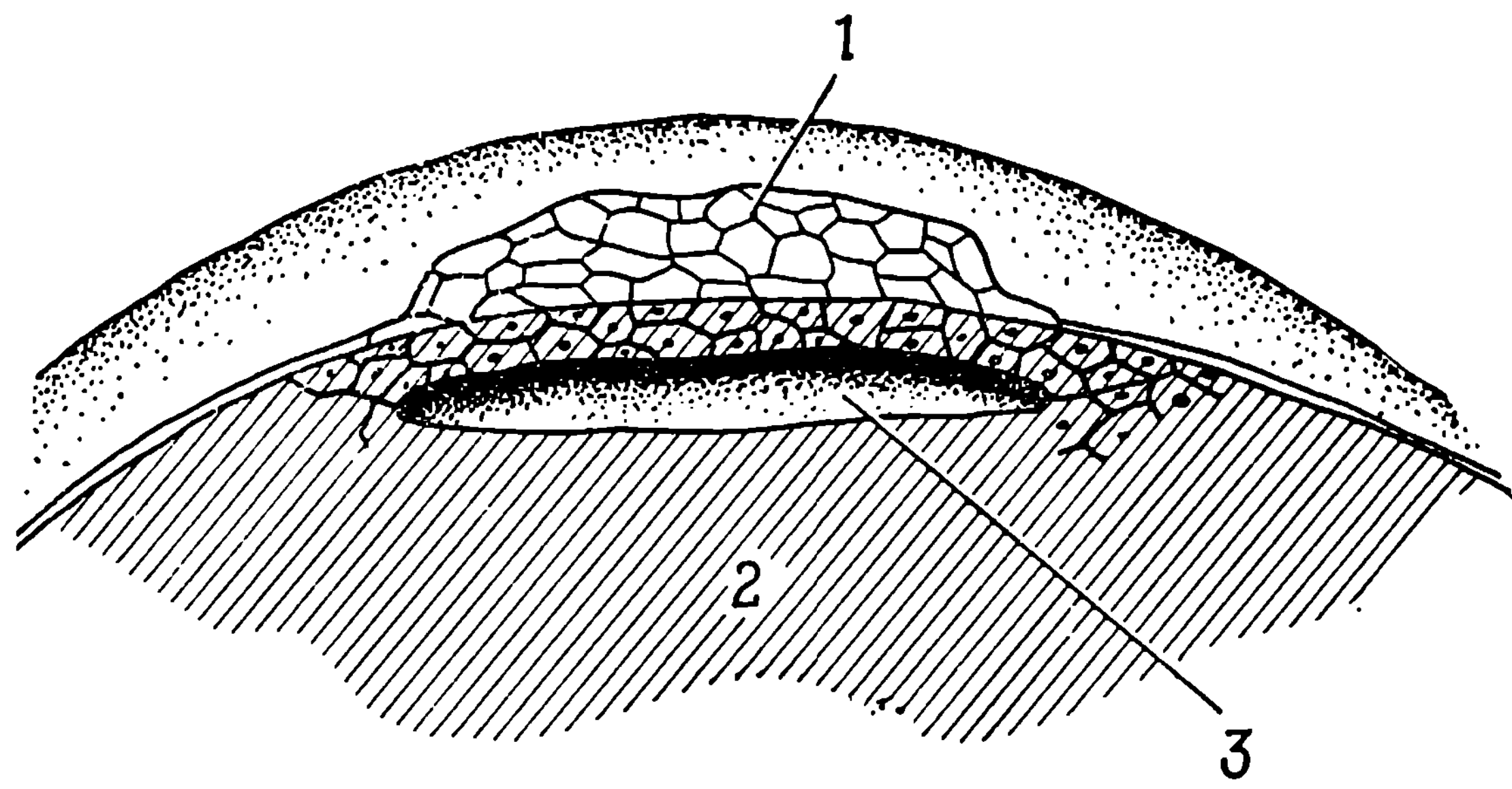


Рис. 555. Последовательные стадии дробления куриного яйца (А — В).

Дробится только небольшой дисковидный участок цитоплазмы, лежащий на верхней поверхности желтка (2), — так называемая бластодерма (1). Под этим диском образуется субгерминальное пространство (3), отделяющее его от нераздробившегося желтка. Область бластодермы, лежащая непосредственно над субгерминальным пространством, называется area pellucida (4), а область, соприкасающаяся с желтком, — area opaca (5). Бластодерма расщепляется на верхний и нижний слои — эпибласт (6) и гипобласт (7), разделенные бластоцелом (8).



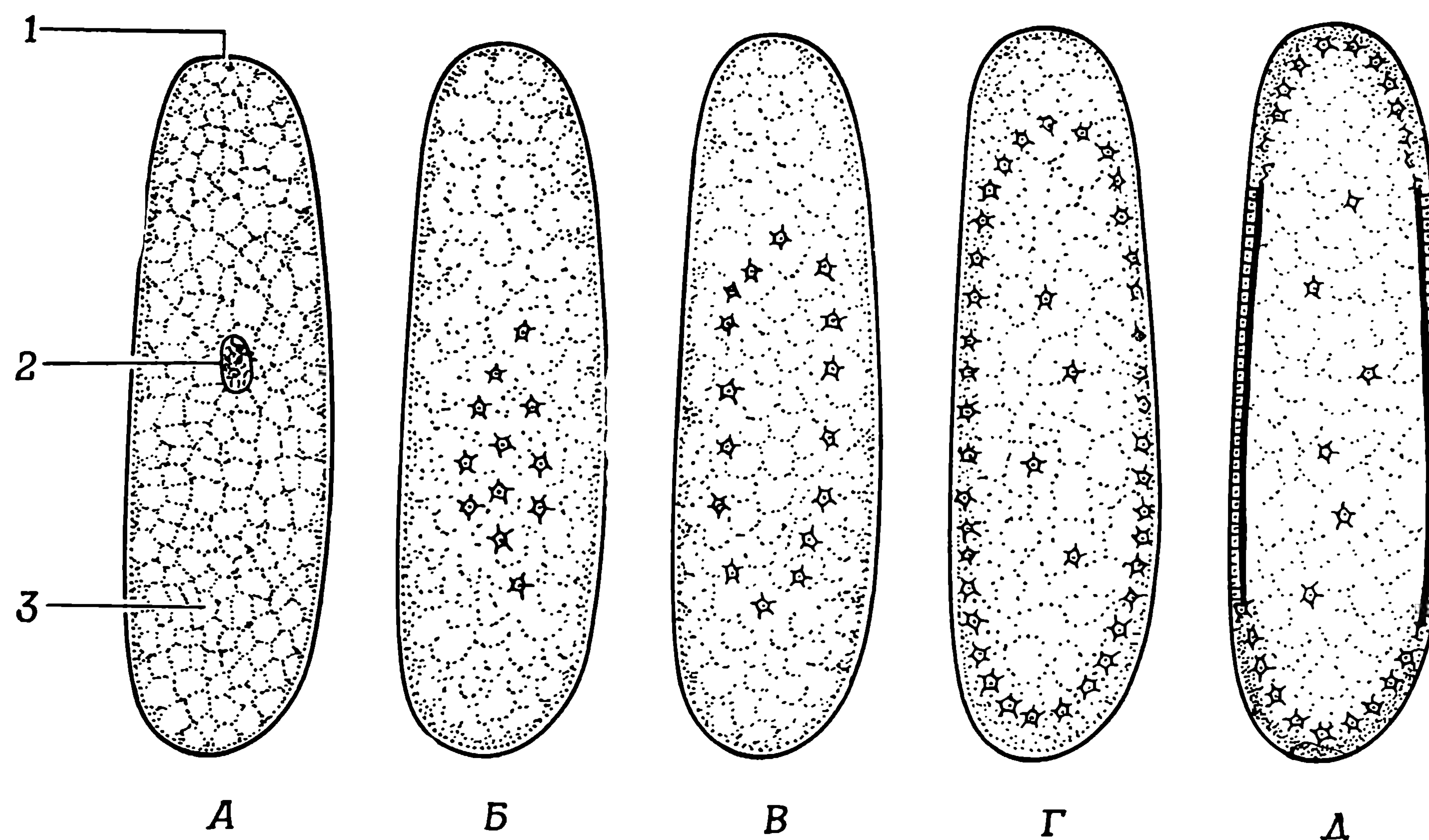


Рис. 556. Дробление центролецитального яйца жука.

А — Д — последовательные стадии дробления. 1 — микропиле; 2 — ядро; 3 — цитоплазма.

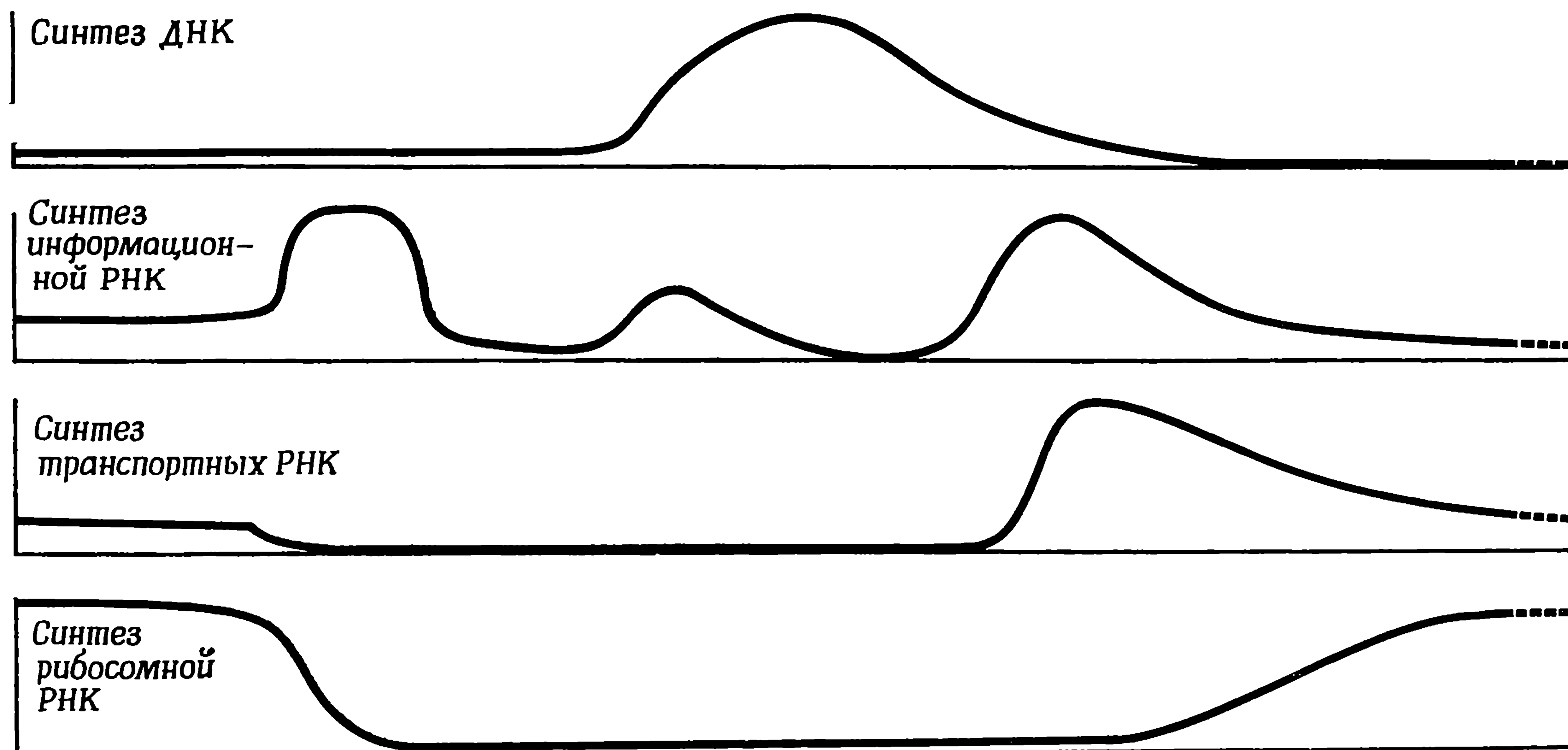
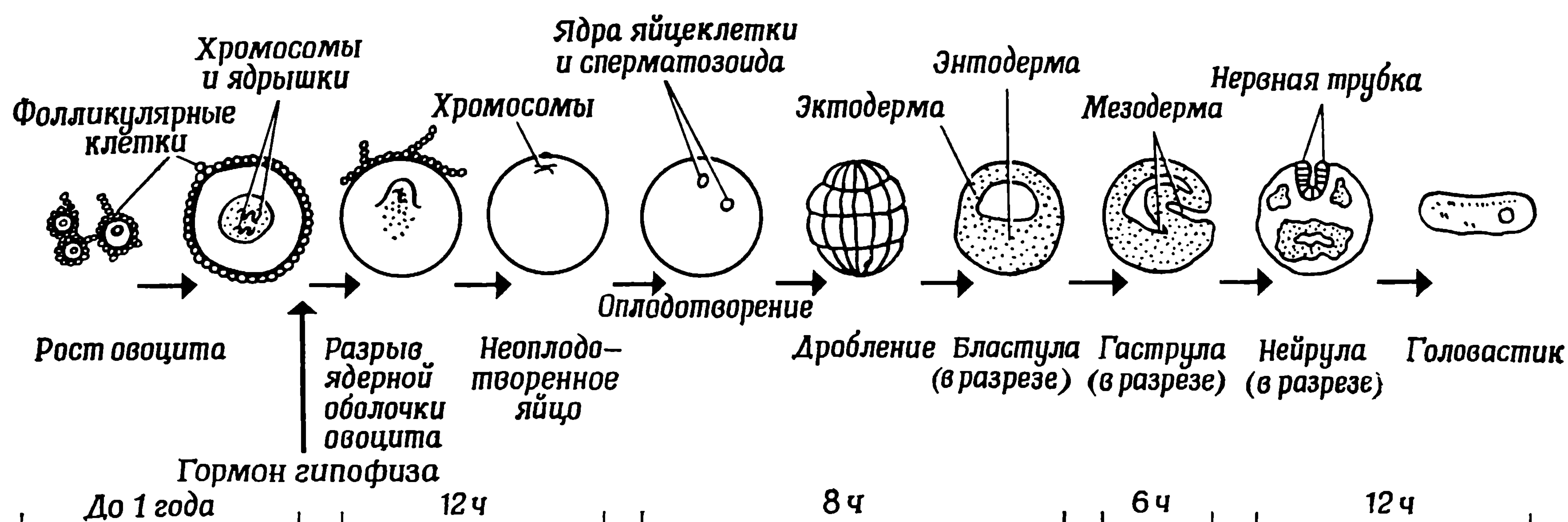


Рис. 557. Схема изменений в синтезе ДНК и различных видов РНК (информационной, транспортной и рибосомной) в периоды овогенеза, оплодотворения и раннего развития эмбриона лягушки.

мый синтез белка, то дробление прекратится или будет сильно нарушено; это говорит о том, что синтез белков необходим для нормального дробления.

Распределение генетических потенций при дроблении. Очень важно выяснить, остаются ли дочерние ядра, образующиеся в процессе дробления яйца, совершенно равноценными по своим генетическим потенциям или же они как-то дифференцируются. В принципе можно было бы представить себе, что неодинаковая судьба различных бластомеров обусловлена различиями в генетической информации, которую они содержат. Однако имеется множество экспериментальных данных, говорящих о том, что никакой дифференцировки в отношении генетических потенций при дроблении не происходит. Изолированные бластомеры, взятые на стадии 4 или 8 бластомеров, развиваются в полного эмбриона со всеми его обычными частями, но только меньшей величины. Лимитирующим фактором в таких опытах оказывается не генетический материал ядра, а количество цитоплазмы, необходимое для нормального развития.

Это ограничение удастся устранить, пересаживая ядра из бластомеров или из клеток эмбриона, достигшего более поздней стадии развития, в зрелое яйцо лягушки, из которого собственное ядро было удалено еще до начала дробления. Одну из клеток такого эмбриона отделяют от соседних клеток, всасывая ее микропипеткой (рис. 558); при этом плазматическая мембрана клетки разрывается, так что в пипетке оказывается ядро с остатками цитоплазмы; этот материал вводят глубоко в цитоплазму яйца, из которого предварительно удалили ядро, после чего пипетку осторожно извлекают. Оперированные яйца начинают дробиться, и некоторые из них развиваются в нормальных головастиков, претерпевающих затем метаморфоз. Ядра, взятые из поздней бластулы или ранней гаструлы, в которой уже 16 000 клеток, могут после пересадки в нераздробившееся яйцо обеспечить нормальное развитие эмбриона. Даже из яиц, которым пересадили ядра, взятые на более поздних стадиях, например из нервной пластинки или из ресничных клеток пищеварительного тракта плавающего головастика, иногда развиваются нормальные зародыши. Яйца развивались и в том случае, если в них пересаживали ядра из злокачественных (раковых) клеток, но ядра из нормальных клеток взрослого животного оказались неспособными к этому. По-видимому, хромосомы ядер, взятых на поздних стадиях эмбрионального развития или от взрослого организма,

не могут удваиваться достаточно быстро, с тем, чтобы не отставать от деления цитоплазмы на ранних стадиях зародышевого развития. Удвоение хромосом происходит чересчур медленно, дочерние клетки не получают полных наборов хромосом, и это ведет к нарушению нормального развития.

Гаструляция у амфибий. Процесс гаструляции у амфибий гораздо более сложен, чем у ланцетника, из-за наличия крупных, нагруженных желтком клеток в вегетативной половине бластулы. На будущей спинной стороне бластулы появляется желобок, и клетки, образующие его дно, уходят в глубь зародыша. Желобок постепенно удлиняется, причем концы его обходят бластулу с обеих сторон по границе между ее верхней частью и вегетативной областью и в конце концов соединяются на брюшной стороне эмбриона (рис. 559). Этот желобок — *бластопор* — образуется в результате впячивания (инвагинации) будущего материала энтодермы и мезодермы внутрь бластулы. Помимо инвагинации бластодермы в области щелевидного бластопора, при этом происходит нарастание клеток крыши бластоцеля на нижние, заполненные желтком клетки (*эпибolia*), и втягивание клеток крыши внутрь (*инволюция*), после того как они достигнут бластопора. Когда щель бластопора замыкается в кольцо, внутри этого кольца остаются заполненные желтком клетки вегетативного полюса, образующие *желточную пробку*. Края бластопора продолжают сжиматься и в конце концов полностью закрывают желточную пробку. На спинной стороне зародыша щель бластопора, углубляясь, образует полость, выстланную клетками, ушедшими вглубь с поверхности в процессе инвагинации. Эта полость — архентерон, или *полость первичной кишки*, — вначале представляет собой узкую щель, но передняя часть ее постепенно расширяется, вытесняя бластоцель, который в дальнейшем исчезает.

Область, покрытая клетками анимальной части бластулы, во время гаструляции сильно увеличивается. К концу этого процесса, когда будущий материал мезодермы и энтодермы уже ушел через бластопор внутрь гаструлы, эти клетки покрывают всю поверхность эмбриона; впоследствии из них образуются эпидермис и нервная система. Материал будущей нервной системы вытягивается в продольном направлении и суживается в поперечном, приобретая овальную форму. Клетки будущей хорды уходят в глубь зародыша, огибая на своем пути дорзальную губу бластопора, и образуют полосу вдоль средней линии крыши первичной кишки. Будущая мезодерма переходит внутрь

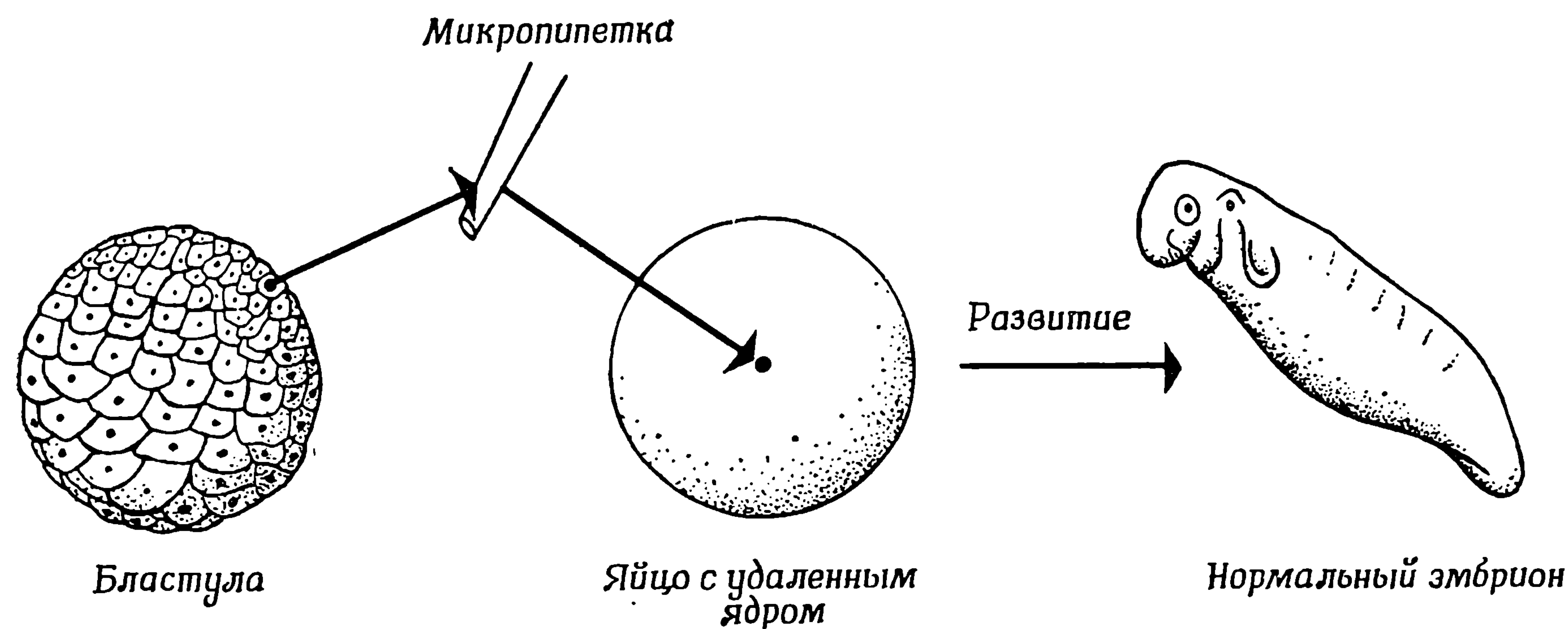


Рис. 558. Эксперимент с пересадкой ядра из клетки гастролы в яйцо, у которого было удалено ядро (объяснение в тексте).

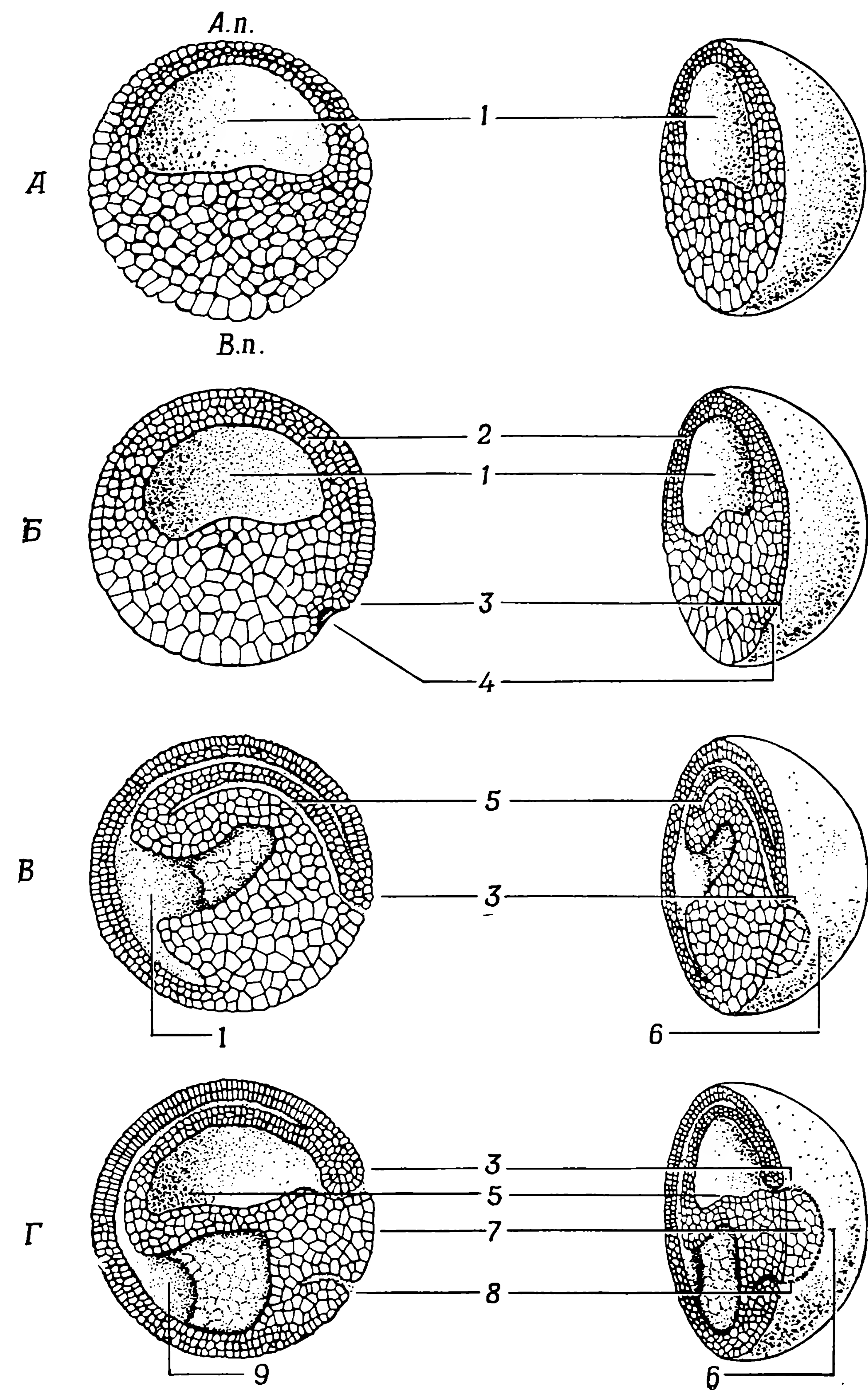


Рис. 559. Ранние стадии развития эмбриона лягушки.

А. Поздняя бластула. Б. Ранняя гастрюла. В. Сред-
няя гастрюла. Г. Поздняя гастрюла. 1— бластоцель;
2 — бластодерма; 3 — дорзальная губа бластопора;
4 — бластопор; 5 — первичная кишка; 6 — боковая
губа бластопора; 7 — желточная пробка; 8 — вен-
ральная губа бластопора; 9 — остатки бластоцеля.

через боковые и брюшные края бластопора, а затем перемещается вперед в виде слоя клеток, расположенного между наружной эктодермой и внутренней энтодермой; материал мезодермы концентрируется больше на спинной стороне, образуя наиболее толстый слой в крыше первичной кишки, около нотохорда. Будущая мезодерма продолжает переходить внутрь через края бластопора даже тогда, когда на поверхности эмбриона уже не видно желточной пробки. Часть будущей энтодермы, лежащая на экваторе бластулы, втягивается внутрь во время первоначальной инвагинации бластопора; остальной мезодермальный материал, состоящий из клеток вегетативного полюса, более или менее пассивно увлекается внутрь и образует нижнюю стенку первичной кишки.

Гастрюляция у птиц. У птиц гастрюла образуется также путем миграции клеток, но иначе, чем у амфибий. Видимо, клетки эпибласта поодиночке перемещаются вниз. Вначале появляется *первичная полоска* — утолщенный участок эпибласта, который тянется по средней линии эмбриона вперед от заднего края *area pellucida*; в середине первичной полоски образуется узкий *первичный желобок*, а на ее переднем конце — клеточный бугорок, называемый *гензеновским узелком*. Утолщение эпибласта в области первичной полоски возникает в результате передвижения клеток к середине из боковых частей эпибласта. Клетки первичной полоски уходят вглубь и попадают в пространство между эпибластом и гипобластом; достигнув гипобласта, они образуют скопление мигрирующих клеток (рис. 560), которые движутся в стороны и вперед от области первичной полоски. Первичная полоска — динамичное образование, она продолжает существовать, хотя образующие ее клетки все время сменяются, мигрируя сначала к средней линии эпибласта, затем вниз в области первичной полоски и наконец в стороны и вперед в пространстве под эпибластом. Первичную полоску, где происходит инвагинация, считают гомологом бластопора в яйцах амфибий или ланцетника, но в курином зародыше нет полости, гомологичной архентерону (полости первичной кишки).

Клетки будущего нотохорда скапливаются в гензеновском узелке, а затем растут вперед, образуя узкий отросток под самым эпибластом. Будущая мезодерма растет в стороны и вперед от первичной полоски между эпибластом, которому предстоит стать эктодермой, и гипобластом. Первоначальные клетки гипобласта и другие клетки, мигрирующие в этот нижний слой из первичной полоски, состав-

ляют материал будущей энтодермы, из которой образуются пищеварительный тракт и желточный мешок.

Развитие яиц млекопитающих. Дробление яйца в типичном случае приводит к образованию плотного клеточного шарика (*морулы*), который затем подразделяется на *внутреннюю массу клеток*, из которой впоследствии развивается эмбрион, и наружный полый клеточный пузырек — *трофобласт*. Клетки внутренней массы отличаются более базофильной цитоплазмой, и по мере дальнейшего развития эта особенность усиливается, что свидетельствует об интенсивном синтезе РНК. Полость *бластоциста* можно сравнить с бластоцелом, но сам зародыш не является бластулой, так как его клетки дифференцированы на два типа. Внутренняя клеточная масса в свою очередь дифференцируется: на ее внутренней поверхности, обращенной к бластоцелю, образуется тонкий слой плоских клеток — *гипобласт*, т. е. будущая энтодерма (рис. 561). Остальная часть внутренней массы становится эпибластом. Клетки гипобласта распространяются по внутренней поверхности трофобласта и в конце концов окружают полость бластоциста, образуя *желточный мешок*, хотя эта полость наполнена жидкостью, а не желтком.

По мере того как гипобласт растет вширь, вся внутренняя клеточная масса также увеличивается и превращается в дисковидную клеточную пластинку, сходную с зародышевым диском в яйце птицы или рептилии. Этот *зародышевый диск*, ясно отграниченный теперь от остальной части эмбриона, состоит из эпибласта, который образован из утолщенных столбчатых клеток, и гипобласта, образованного из плоских клеток менее правильной формы. Гастрюляция начинается с образования первичной полоски и гензеновского узелка — участков, где клетки мигрируют вниз, а затем в стороны и вперед. Некоторые из этих мигрирующих клеток присоединяются к гипобласту и становятся материалом будущей энтодермы; другие клетки направляются в стороны и вперед между эпибластом и гипобластом и позже дают начало мезодерме. Между клетками внутренней клеточной массы появляется щель, которая затем расширяется и превращается в амниотическую полость. Полость бластоциста заполняют клетки мезенхимы (будущая внеэмбриональная мезодерма), а под самым гипобластом образуется вторичная, небольшая полость желточного мешка. Двуслойный зародышевый диск, состоящий из двух пластинок, лежит теперь между двумя полостями (амниотической и полостью желточного мешка), а зад-

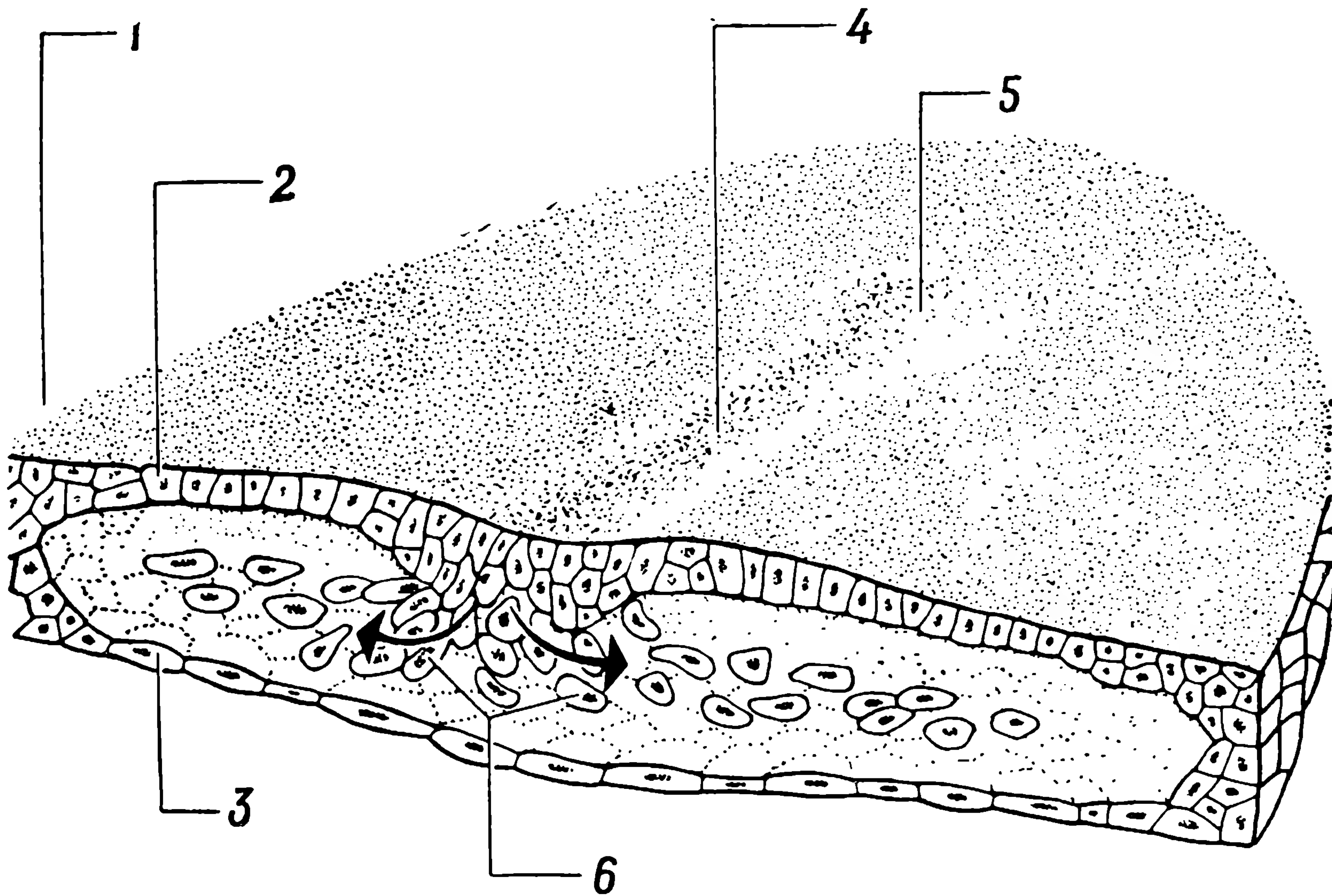


Рис. 560.

Гаструляция у куриного эмбриона.

Поперечный разрез через переднюю половину area pellucida; показана миграция мезодермальных и энтодермальных клеток из первичной полоски. 1 — края area pellucida; 2 — эпибласт; 3 — гипобласт; 4 — первичная полоска; 5 — гензеновский узелок; 6 — мигрирующие клетки.

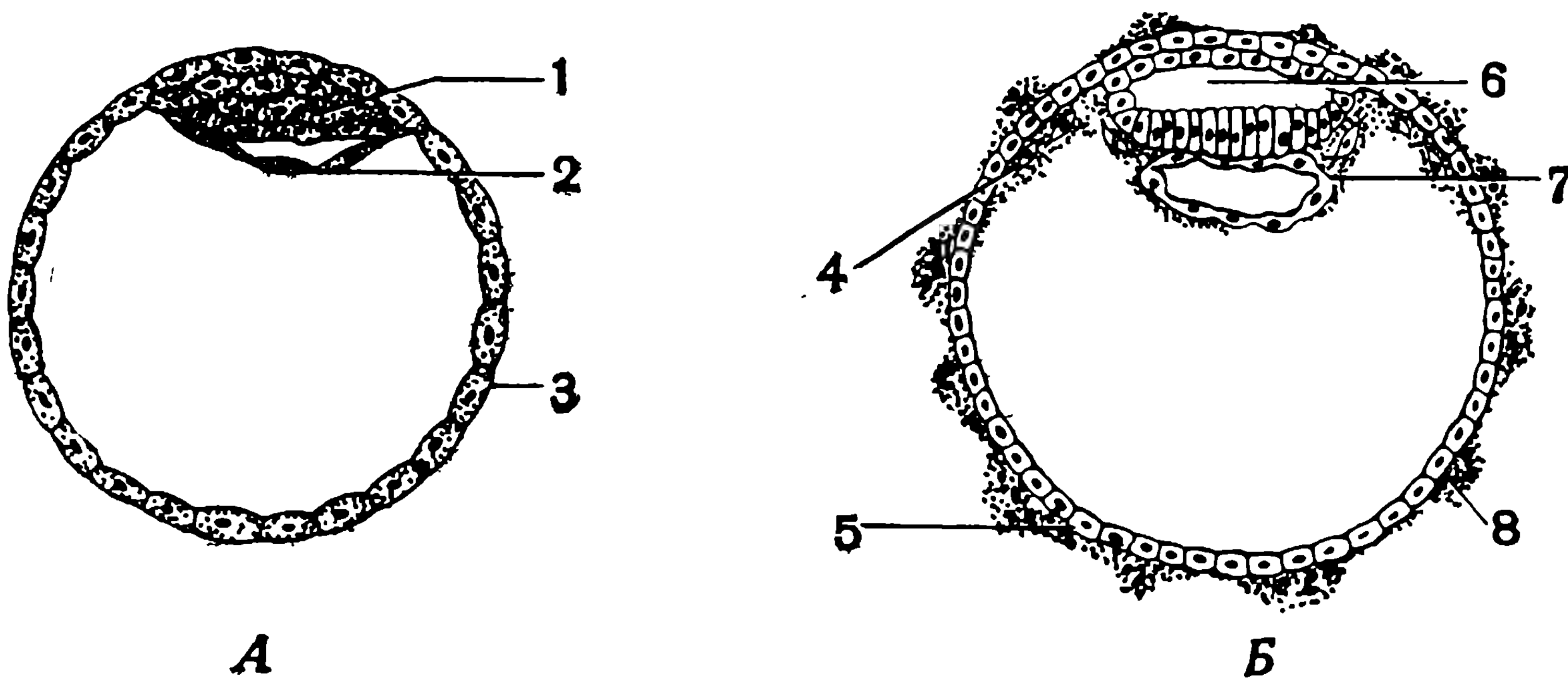
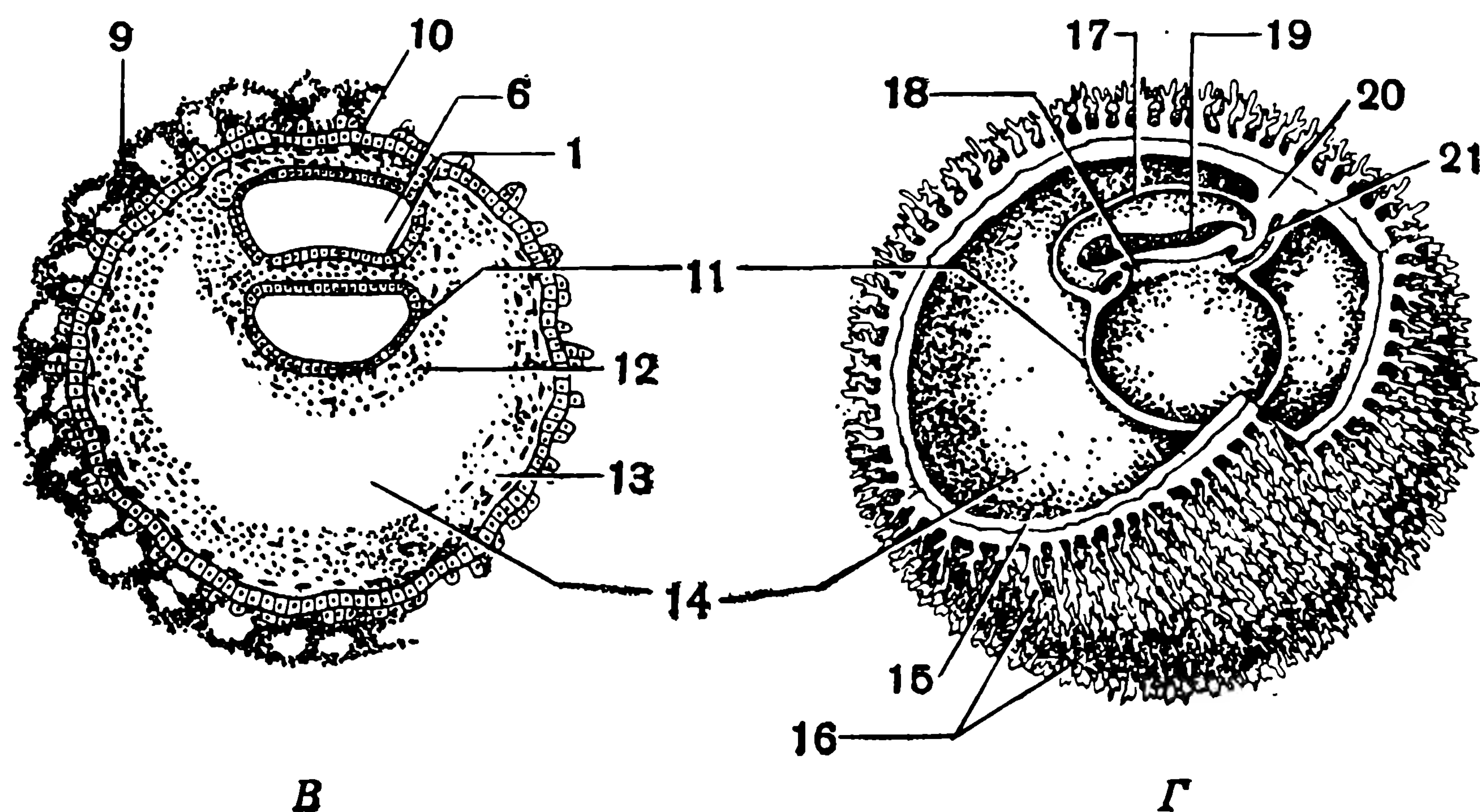


Рис. 561. Схема строения человеческого зародыша в период от 10-го (А) до 20-го (Б) дня развития.



Можно видеть образование амниотической полости и полости желточного мешка и происхождение зародышевого диска. 1 — эктодерма эмбриона; 2 — энтодерма; 3 — эктодерма трофобласта; 4 — мезодерма; 5 — клеточный трофобласт; 6 — амниотическая полость; 7 — желточный мешок; 8 — синцитий; 9 — синцитиальный трофобласт; 10 — цитотрофобласт; 11 — энтодерма желточного мешка; 12 — висцеральная мезодерма; 13 — соматическая мезодерма; 14 — внеэмбриональный целом; 15 — мезодерма хориона; 16 — ворсинки хориона; 17 — эктодерма амниона; 18 — передняя кишка; 19 — зародышевый диск; 20 — ножка плода; 21 — аллантоис.

ний конец его соединен с трофобластом группой клеток внеэмбриональной мезодермы — *ножкой плода*, или *ножкой аллантоиса*. Нефункциональная энтодермальная часть аллантоиса, которая развивается в виде трубки из желточного мешка, носит рудиментарный характер и никогда не достигает трофобласта. Таким образом, после двух недель развития человеческий эмбрион представляет собой двуслойный клеточный диск около 250 мкм в поперечнике, соединенный ножкой с трофобластом.

354. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ

Гастрюляция у эмбрионов всех рассмотренных типов связана с передвижением (миграцией) клеток, которое совершается по определенным путям и приводит к определенному расположению клеточного материала. Эти *морфогенетические движения* охватывают значительные участки эмбриона, которые вытягиваются, образуют складки, сжимаются или расширяются. Такие движения, очевидно, не аналогичны сокращению мышц или амебоидному движению. Силы, вызывающие эти движения, и факторы, определяющие их направление, неизвестны. Кусочек будущей эктодермы, выделенный из ранней гастрюлы лягушки и выращиваемый в культуре, активно пролиферирует точно так же, как если бы он оставался на месте и участвовал в процессе гастрюляции. Кусочек губы бластопора, пересаженный от одного зародыша другому, инвагинирует и образует полость первичной кишки независимо от формирования собственной первичной кишки эмбриона-хозяина. Процесс инвагинации связан не только с движением клеток, но и с изменением их формы — определенные концы их суживаются, а другие расширяются.

Движения клеток и их конечное расположение по крайней мере отчасти обусловлены *избирательным сродством* определенных клеток друг к другу. Это сродство можно продемонстрировать, разъединив клетки раннего эмбриона и инкубируя их в различных сочетаниях (разд. 218). Клетки будущего эпидермиса скапливаются у поверхности клеточной массы, а мезодермальные клетки располагаются между эктодермой и энтодермой. Клетки нервной пластинки образуют полые пузырьки, напоминающие нервную трубку или мозговой пузырь, а мезодермальные клетки обнаруживают тенденцию группироваться вокруг целомических полостей. Как полагают, эта «самосортировка» перемешанных клеток обусловлена их *избирательным сродством*. Когда в результате случайных передвижений клетки приходят в сопри-

косновение, они могут остаться вместе, если что-то удерживает их в таком положении, или разойтись, если сцепление окажется слабым. Можно было бы предположить, что разные виды клеток обладают качественно различным специфическим сродством друг к другу; результаты многих экспериментов можно было бы также объяснить, постулируя количественные различия в степени сцепления между разными видами клеток.

Митотические деления, продолжающиеся во время гастрюляции, приводят к увеличению числа клеток и количества ядерного материала, но не изменяют или почти не изменяют общего объема или массы зародыша. Судя по данным о потреблении кислорода, интенсивность обмена в этот период увеличивается в 2—3 раза по сравнению с периодом дробления — по-видимому, в связи с повышенной потребностью в энергии для морфогенетических движений и для резко возрастающего синтеза информационной РНК и белков. Различные косвенные данные указывают на то, что гены совсем или почти совсем не подвергаются транскрипции во время дробления, но становятся активными в период гастрюляции.

355. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА И ОРГАНОГЕНЕЗ

У всех многоклеточных животных, кроме губок и кишечнополостных, между эктодермой и энтодермой формируется третий слой клеток — мезодерма. У кольчатых червей, моллюсков и некоторых других беспозвоночных мезодерма развивается из особых клеток, которые дифференцируются на ранних стадиях дробления (рис. 562). Эти клетки мигрируют внутрь и оказываются между эктодермой и энтодермой; размножаясь, они образуют два продольных клеточных тяжа, из которых развиваются листки мезодермы. Целом, или вторичная полость тела, возникает при расщеплении листка мезодермы на два, в результате чего в нем образуется небольшая полость (рис. 563).

У примитивных хордовых (ланцетника) мезодерма возникает из крыши первичной кишки в виде ряда карманов, отходящих справа и слева от средней линии (рис. 564). Эти карманы утрачивают связь с кишкой и сливаются друг с другом, образуя непрерывный слой клеточного материала. Полости отдельных карманов, объединяясь, превращаются в целом, который называют *энтероцелем*, так как он, хотя и не прямым путем, происходит от полости первичной кишки. У амфибий мезодерма образуется путем инвагинации клеток, находившихся над вентральным и боковыми краями бластопора;

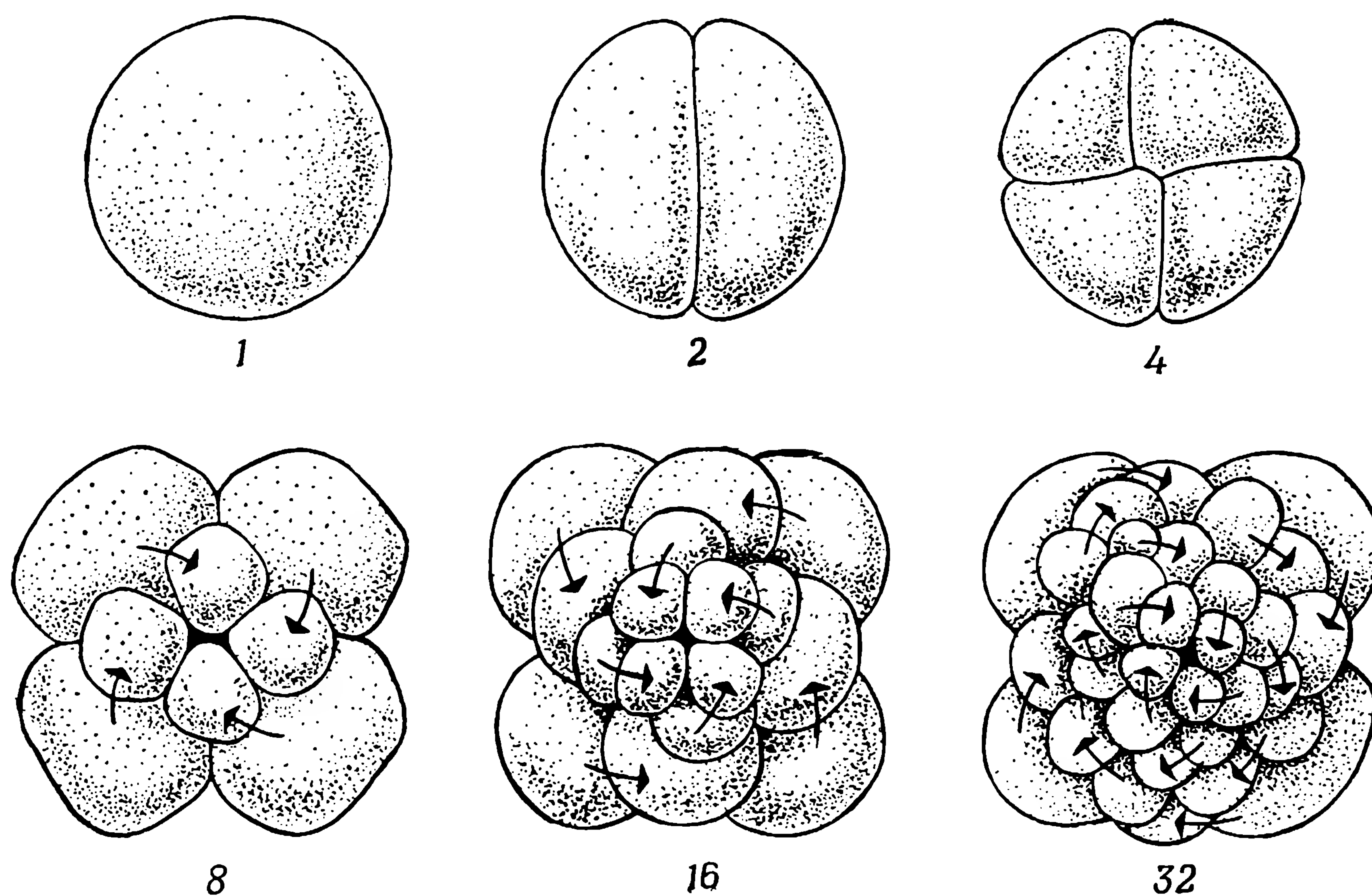


Рис. 562. Последовательные стадии дробления кольчатого червя (дробление спирального типа; образующиеся новые бластомеры указаны стрелками).

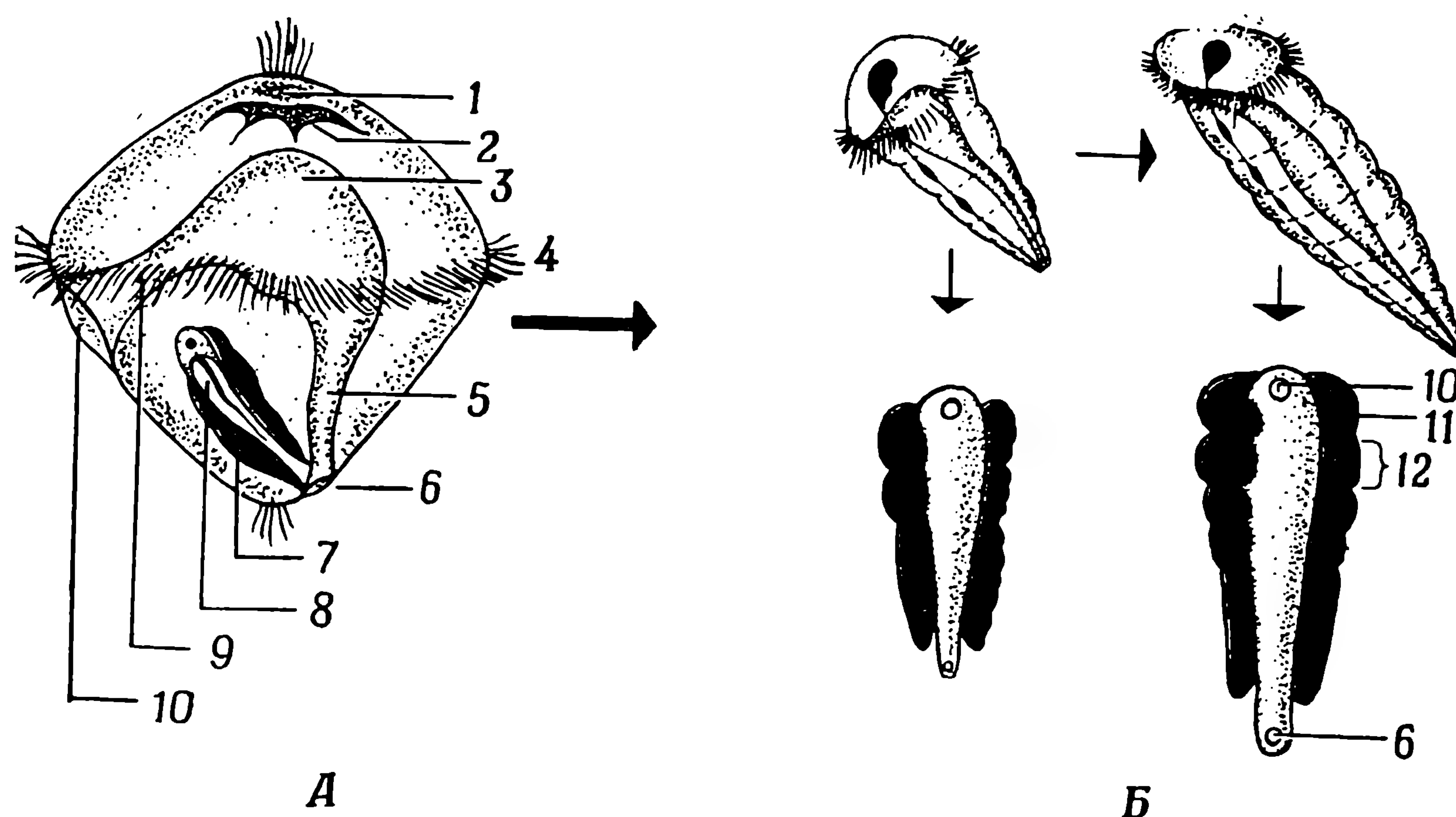


Рис. 563. Типичная трохофора — личинка кольчатого червя.

Из верхней половины трохофоры образуется передний конец взрослого червя, а все остальное тело развивается из нижней половины. А. Общий вид трохофоры. Б. Возникновение в мезодермальных сомитах полостей, которые, сливаясь, образуют целом. 1 — апикальный орган; 2 — зачаток «головного мозга»; 3 — желудок; 4 — прототрох; 5 — кишка; 6 — анальное отверстие; 7 — мезодермальная полоска; 8 — протонефридий; 9 — пищевод; 10 — рот; 11 — целом; 12 — сомит.

позже эти клетки продвигаются вперед в виде листка, лежащего между эктодермой и энтодермой. У куриного эмбриона клетки будущей мезодермы мигрируют вниз через область первичной полоски, а затем направляются в стороны и вперед между будущими эктодермой и энтодермой.

Каким бы способом ни возникала мезодерма у различных групп хордовых, она всегда расщепляется на два клеточных листка, которые затем растут в стороны и вперед между эктодермой и энтодермой. Полость между двумя листками образует целом, и когда кишка отделяется в виде трубки от полости желточного мешка, внутренний листок мезодермы обрастает вокруг нее, образуя мускулатуру пищеварительного тракта. Из энтодермы формируется только внутренняя выстилка пищеварительной системы.

Одновременно с мезодермой образуется *хорда* — гибкий несегментированный скелетный тяж, расположенный у эмбрионов всех хордовых по средней линии на спинной стороне. Детали его образования, так же как и образования мезодермы, у разных животных различны. У всех позвоночных хорда представляет собой временную структуру, впоследствии замещаемую позвоночником, но у некоторых низших позвоночных остатки его сохраняются между позвонками даже во взрослом состоянии.

Если двухнедельный человеческий эмбрион имеет вид плоского диска, то у двухмесячного зародыша уже появляются, по крайней мере в зачаточной форме, почти все основные структуры тела. Первыми обособляются головной и спинной мозг. В возрасте около 3 недель из

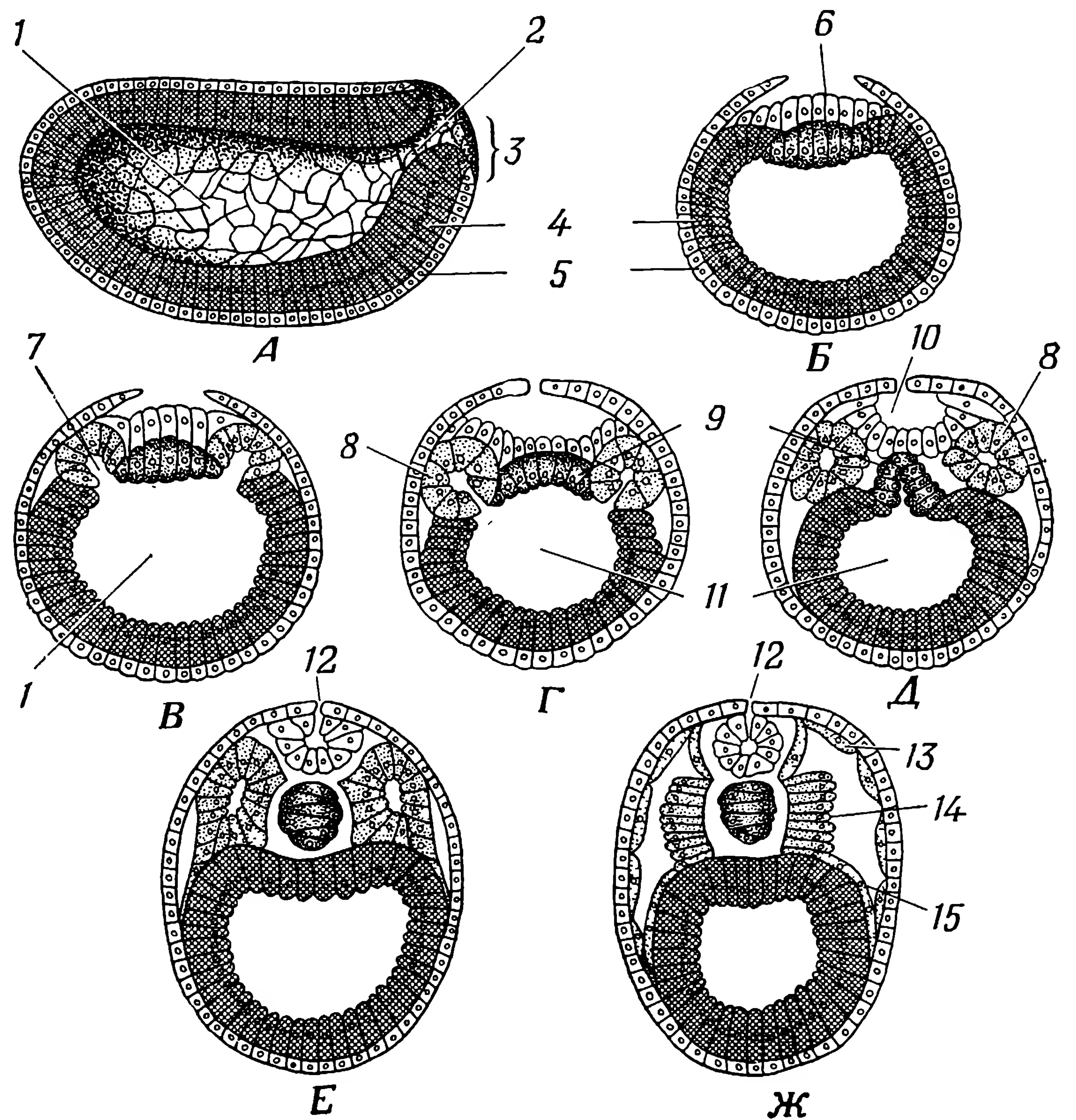


Рис. 564. Развитие эмбриона ланцетника.

Последовательные стадии образования мезодермы из выпячиваний первичной кишки и формирование нервной трубки. А. Сагиттальный разрез. Б — Ж. Поперечные разрезы. 1 — полость первичной кишки; 2 — бластопор; 3 — задний конец эмбриона; 4 — энтодерма; 5 — эктодерма; 6 — нервная пластинка; 7 — целомический карман; 8 — сомит; 9 — нотохорд (хорда); 10 — нервный желобок; 11 — кишка; 12 — нервная трубка; 13 — соматоплевра; 14 — миотом; 15 — спланхноплевра.

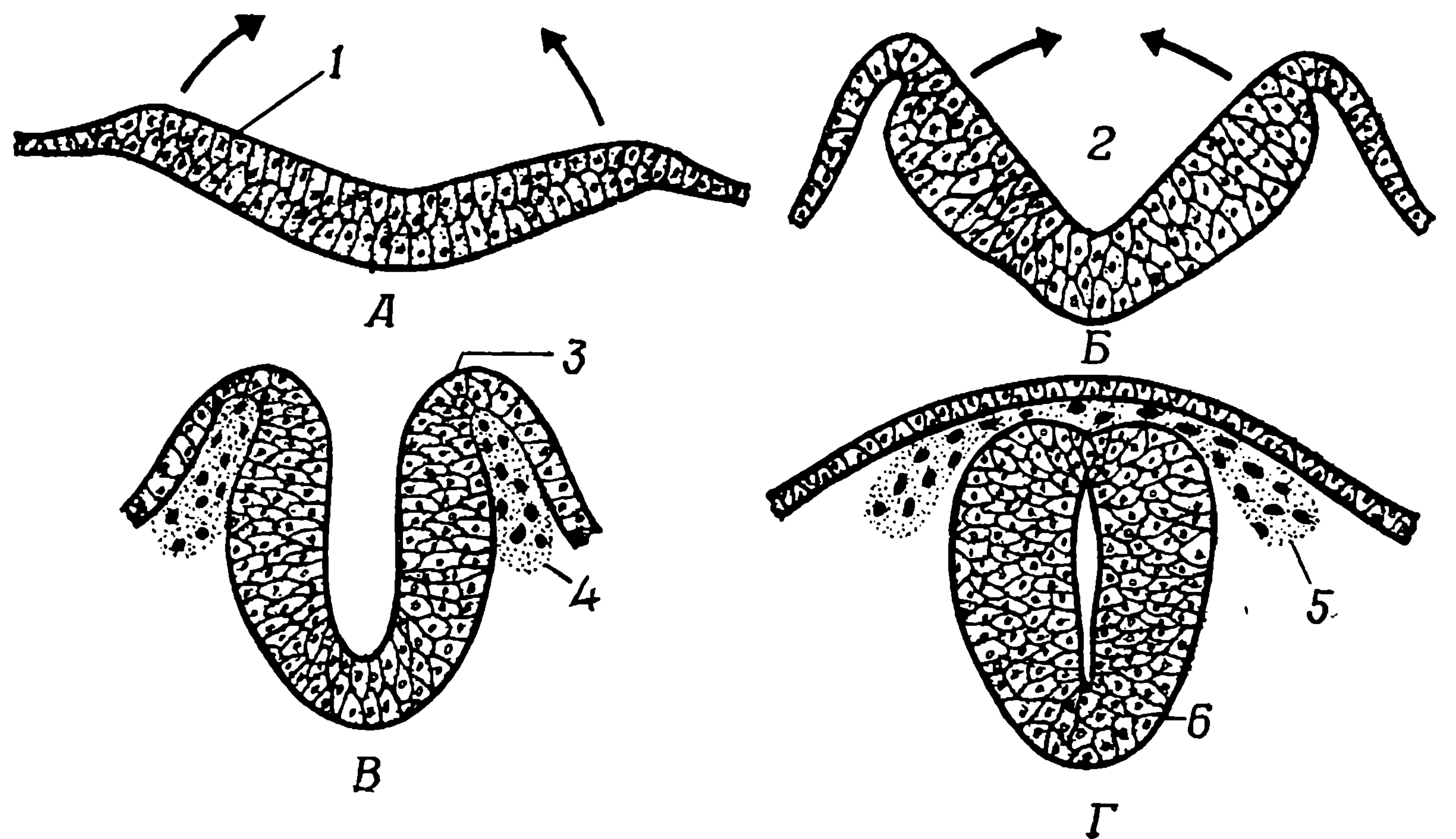


Рис. 565. Поперечные разрезы через эктодерму человеческого эмбриона на последовательных стадиях развития (А — Г), показывающие образование нервной трубки и нервного гребешка, из которого формируются спинномозговые и симпатические ганглии.

1 — нервная пластинка; 2 — нервный желобок; 3 — нервная складка; 4 — нервный гребешок; 5 — зачаток нервной трубки; 6 — нервная трубка.

эктодермы, лежащей над самой хордой, впереди первичной полоски, образуется утолщенная клеточная пластинка, называемая *нервной пластинкой* (рис. 565); вдоль ее средней оси появляется канавка, так называемый *нервный желобок*, тогда как боковые края пластинки приподнимаются в виде двух продольных *нервных складок*, которые сходятся у переднего конца, так что получается своего рода подково-

образное возвышение. Постепенно верхние края этих складок смыкаются, образуя полную нервную трубку (рис. 566). Полость переднего отдела нервной трубки превращается в мозговые желудочки, а полость заднего отдела — в центральный канал, пронизывающий спинной мозг по всей его длине.

Передняя часть нервной трубки — зачаток головного мозга — значительно шире ее зад-

ней части и продолжает расти так быстро, что головной отдел зародыша загибается книзу у переднего края зародышевого диска. Все отделы головного мозга — передний мозг, средний мозг и задний мозг — дифференцируются на 5-й неделе развития, а спустя еще 1—2 недели начинают развиваться выросты, из которых позже формируются большие полушария.

Двигательные нервы растут от головного или спинного мозга, тогда как чувствительные нервы образуются самостоятельно. Когда нервные складки смыкаются, образуя нервную трубку,

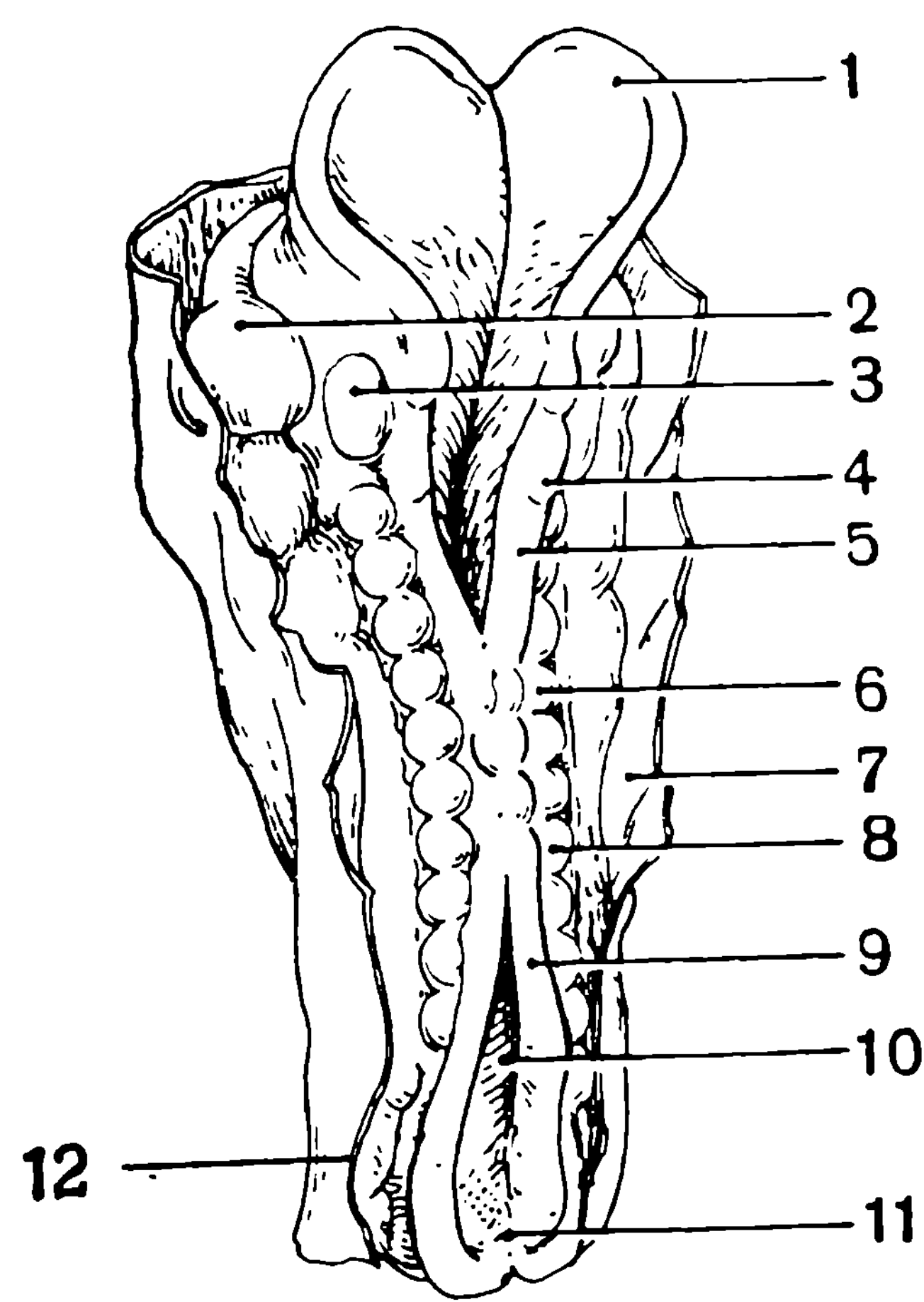


Рис. 566. Зародыш человека (вид со спинной стороны).

Видно, что нервная трубка сомкнулась между 4-м и 7-м сомитами, но остается еще несомкнувшейся впереди и позади этого участка. 1 — передний мозг; 2 — перикард; 3 — слуховой пузырек; 4 — задний мозг; 5 — нервный гребешок; 6 — 4-й сомит; 7 — амнион; 8 — 7-й сомит; 9 — нервная пластинка; 10 — нервный желобок; 11 — первичная полоска; 12 — сомитный тяж.

то у верхушки каждой из нервных складок с каждой стороны этой трубки остаются кусочки эктодермальной ткани, дающие *нервный гребешок* (рис. 565). Они мигрируют из своего первоначального местоположения в вентральном направлении и образуют ганглии задних корешков спинномозговых нервов и постганглионарные симпатические волокна. Из других мигрирующих клеток нервных гребешков образуются клетки мозгового вещества надпочечников, клетки шванновских оболочек периферических нейронов и некоторые другие структуры.

На боковых стенках переднего мозга появляется пара мешковидных выростов — *глазных пузырьков*. Они растут в стороны от мозга, и основание каждого из них утончается, образуя будущий зрительный нерв. Глазной пузырек приходит в соприкосновение с внутренней поверхностью лежащего над ним эпидермиса,

стенка его здесь уплощается и затем впячивается внутрь, так что получается двустенный *глазной бокал*. Внутренняя, значительно более толстая стенка глазного бокала превращается в чувствительный слой *сетчатки*, а тонкая наружная стенка — в ее пигментный слой. Глазной бокал, соприкасаясь с эпидермисом, стимулирует превращение последнего в зачаток *хрусталика*. У птиц и млекопитающих эпидермис в этом месте утолщается и впячивается, образуя карман, который затем отшнуровывается в виде пузырька — будущего хрусталика. Этот пузырек лежит в отверстии глазного бокала и окружен *радужной оболочкой*, формирующейся из края глазного бокала. С внутренней стороны хрусталика клетки приобретают столбчатую форму, а затем превращаются в длинные волокна; ядра их дегенерируют, а цитоплазма становится твердой, прозрачной и способной преломлять свет.

356. РАЗВИТИЕ ФОРМЫ ТЕЛА

Превращение плоского диска в зародыш более или менее цилиндрической формы происходит в результате трех процессов: 1) более быстрого роста зародышевого диска по сравнению с ростом окружающей ткани; 2) загибания краев этого диска книзу, особенно на переднем и заднем концах; 3) сжатия брюшной стенки тела, что приводит впоследствии к образованию пупочного канатика и к отделению собственно эмбриона от внеэмбриональных образований. Кроме того, тело начинает дифференцироваться на голову и туловище и появляются зачатки конечностей.

Передний конец зародышевого диска быстро растет, и головной отдел вскоре начинает выдаваться вперед, за пределы первоначальной зародышевой области. На заднем конце выступает, хотя и в меньшей степени, хвост, имеющийся на этой стадии даже у человеческого зародыша. Боковые края диска растут вниз и впоследствии образуют бока тела. Эмбрион вытягивается в длину, так как рост в области головы и хвоста идет быстрее, чем рост боковых частей.

Рост эмбриона сравнивали с увеличением размеров мыльного пузыря, выдуваемого из трубки; такой пузырь по мере увеличения раздувается во всех направлениях над устьем трубки (желточный мешок). Области будущего рта и будущего сердца вначале находятся в передней части зародышевого диска, но по мере того, как этот диск растет и загибается книзу на лежащие впереди него ткани, рот и сердце перемещаются на брюшную сторону. Подобное же подгибание вниз складки диска происходит

Рис. 567. Развитие пупочного канатика и общей формы тела у человеческого зародыша.

Сплошными линиями показаны слой эктодермы, прерывистыми линиями — слой мезодермы, пунктиром — слой энтодермы. 1 — амнион; 2 — амниотическая полость; 3 — плод; 4 — ножка плода; 5 — аллантоис; 6 — желточный мешок; 7 — хорион; 8 — внезародышевая полость; 9 — пищеварительный тракт; 10 — пупочный канатик; 11 — плацента.

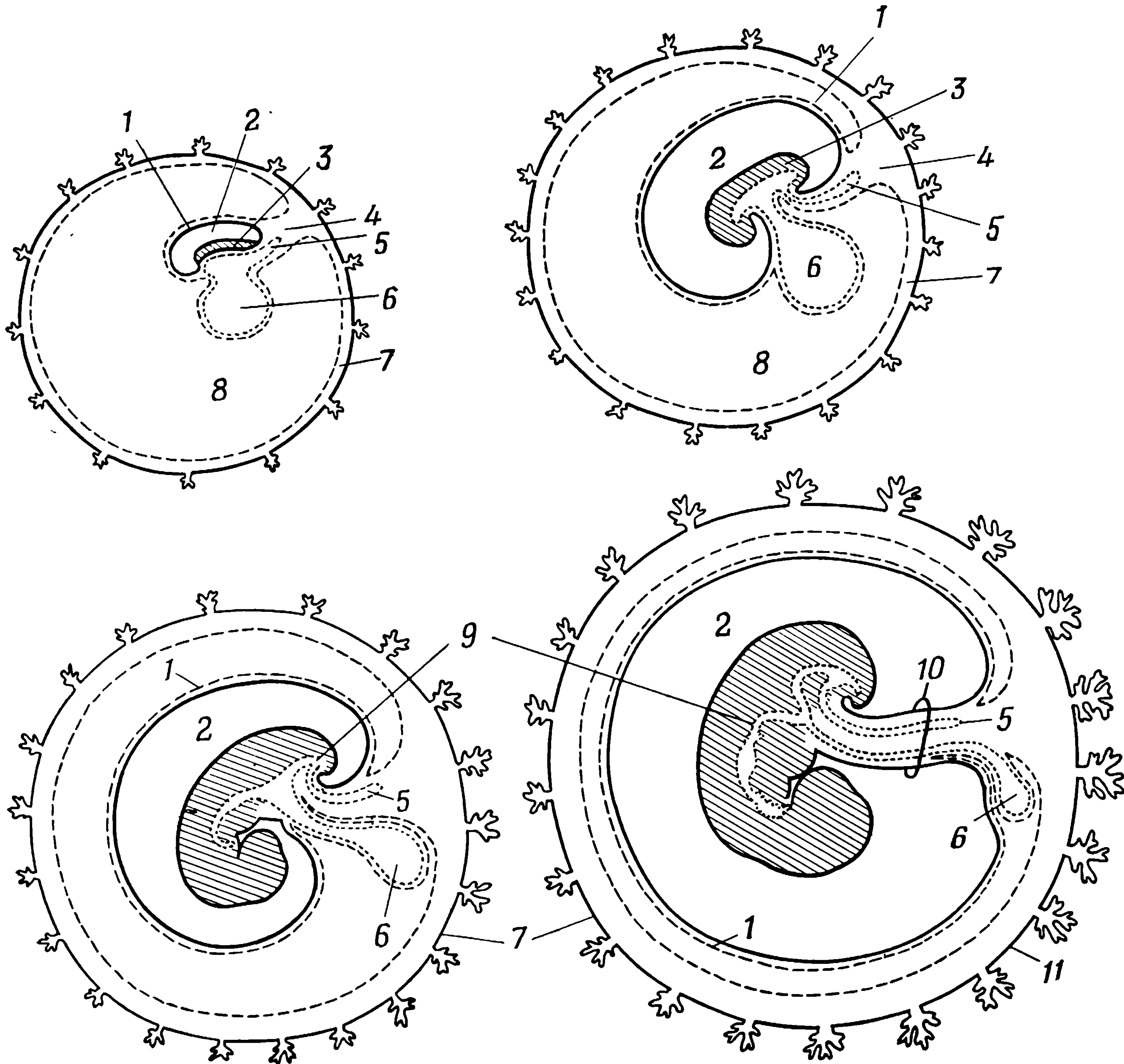
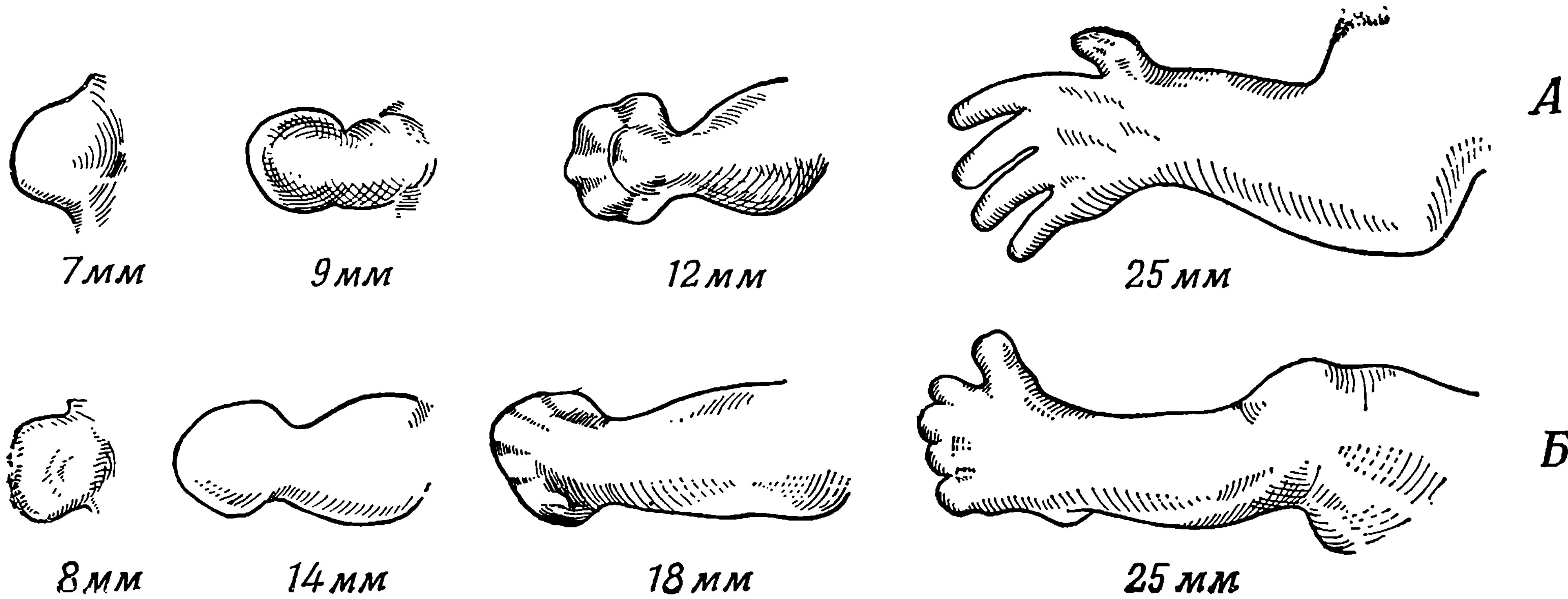


Рис. 568. Стадии развития руки (А) и ноги (Б) у человеческого плода в возрасте от 5 до 8 недель.



у заднего конца. В результате такого роста в конце концов образуются боковые стенки тела и эмбрион приобретает более или менее цилиндрическую форму. Когда эмбрион еще имеет вид простого диска, вся его нижняя поверхность открыта и обращена к полости желточного мешка. При росте и загибании стенки тела *передняя кишка* и зад-

няя кишка (из которых формируются передний и задний отделы пищеварительного тракта) отделяются от желточного мешка, но сохраняют с ним связь через его «стебелек». По мере разрастания эмбриона амнион тоже растет вокруг него и в конце концов сжимает желточный стебелек и ножку плода (с находящимися в ней аллантоисом и кровеносными сосудами) в одну



Рис. 569. Человеческий зародыш в различном возрасте в натуральную величину. Обратите внимание на характерное положение конечностей у 4-месячного плода.

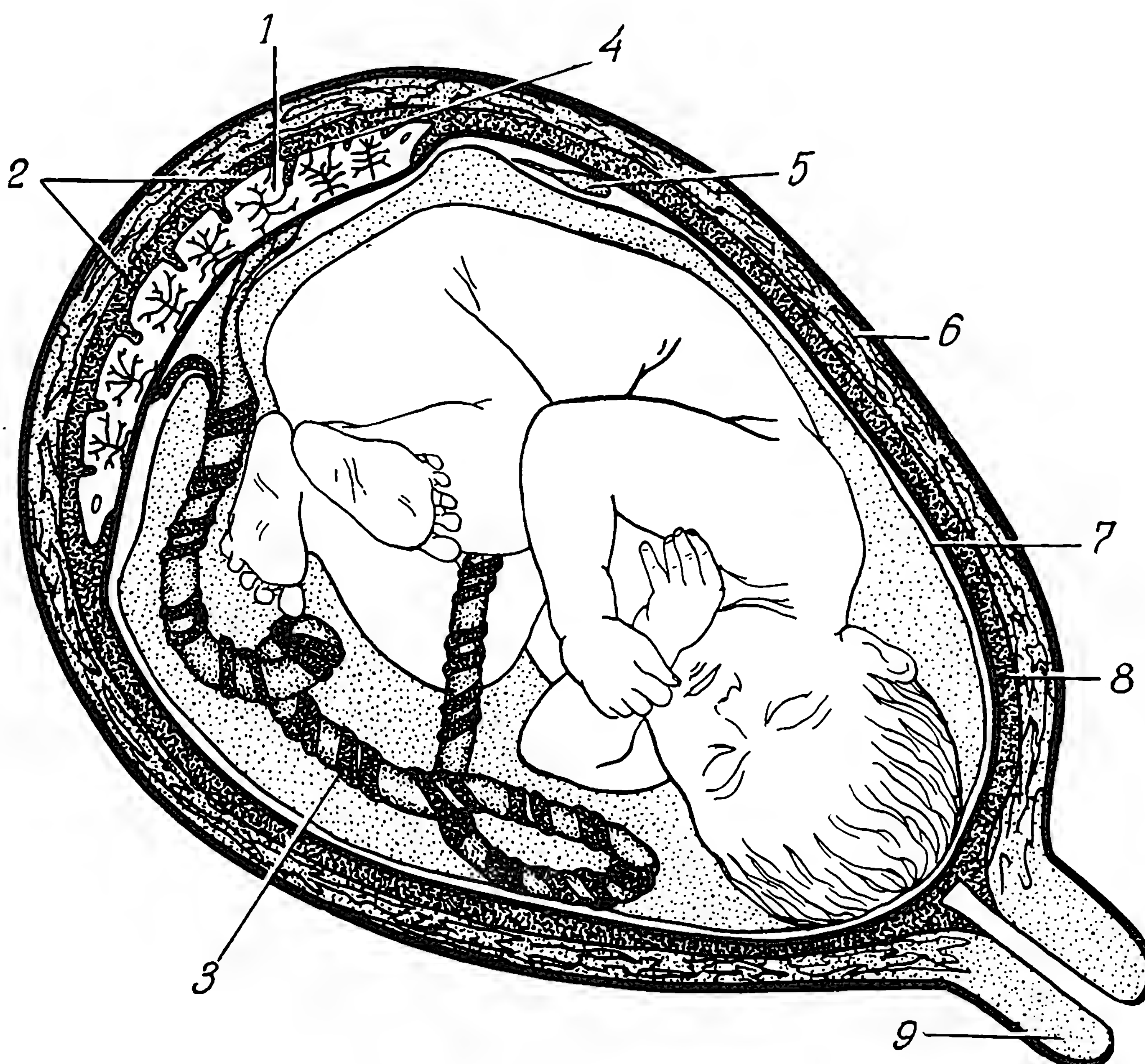


Рис. 570. Схематический разрез через матку незадолго до родов.

1 — ворсинки хориона; 2 — плацента; 3 — пупочный канатик; 4 — межворсиночное пространство; 5 — остатки желточного мешка; 6 — мышечный слой матки; 7 — амнион; 8 — хорион; 9 — шейка матки.

цилиндрическую трубку — *пупочный канатик*. Это происходит примерно через 4 недели после начала развития; теперь эмбрион может свободно «плавать» в наполненной жидкостью амниотической полости, сохраняя связь с хорионом (образовавшимся из трофобласта) и плацентой только через пупочный канатик (рис. 567).

В возрасте одного месяца, когда длина зародыша составляет 4—5 мм, в нем уже можно узнать представителя типа позвоночных. Он имеет цилиндрическую форму, сравнительно крупный головной отдел, хорошо заметные жабры и хвост. Тем временем в мезодерме по обеим сторонам хорды быстро образуются сегментарные зачатки мускулатуры, так называемые *сомиты*; на брюшной стороне тела, позади жабр, в виде большого вздутия выступает сокращающееся сердце. Конечности все еще представлены только почками на боках тела.

К концу 6-й недели длина зародыша достигает 12 мм; начинается дифференцировка головы; конечности уже выросли, но хвост и жабры еще не исчезли.

В возрасте двух месяцев, когда эмбрион имеет 25 мм в длину, он начинает приобретать сходство с человеком. Начинает развиваться лицо, видны зачатки глаз, ушей и носа. Развились руки и ноги, которые вначале походили на крошечные ласты, но теперь на них заметно появление пальцев (рис. 568). Хвост, ясно видимый на 5-й неделе развития, начинает укорачиваться и скрывается за растущими ягодицами. По мере того как сердце смещается по брюшной стороне (удаляясь от головы) и жаберные щели становятся менее заметными, появляется шейная область. К этому времени уже произошла закладка большинства внутренних органов, так что в остальные 7 мес происходит главным образом увеличение размеров и завершение некоторых второстепенных деталей органобразования (рис. 569).

К концу 3-го месяца развития длина зародыша достигает 7,5 см, к концу 5-го месяца — 25 см, а к концу 9-го месяца — примерно 50 см. На 3-м месяце начинается образование ногтей и уже можно определить пол плода. К концу 4-го месяца лицо приобретает человеческие черты; к концу 5-го месяца на голове и на всем теле появляется волосяной покров. На 6-м месяце образуются брови и ресницы. После 7-го месяца кожа у плода бывает красной и морщинистой, так что он становится похож на старичка. В течение 8-го и 9-го месяцев под кожей откладывается жир и морщины частично сглаживаются; конечности округляются, ногти выступают за кончики пальцев, первоначальный

волосяной покров выпадает, и плод становится «доношенным» — готовым к рождению (рис. 570). Общая продолжительность *беременности* (и соответственно времени внутриутробного развития), т. е. времени от начала последнего менструального периода до родов, у человека составляет в среднем 280 дней.

357. РАЗВИТИЕ СЕРДЦА

В отличие от многих органов, которым в период эмбрионального развития не приходится функционировать, сердце и кровеносная система должны функционировать, еще находясь в процессе развития. Сердце первоначально имеет вид простой трубки, образовавшейся в результате слияния двух тонкостенных трубок ниже будущей головы (рис. 571). На этом раннем этапе оно в основных чертах сходно с сердцем рыбы и состоит из четырех камер, расположенных друг за другом: *венозного синуса*, получающего кровь из вен, одного *предсердия*, одного *желудочка* и *артериального конуса*, от которого отходят дуги аорты.

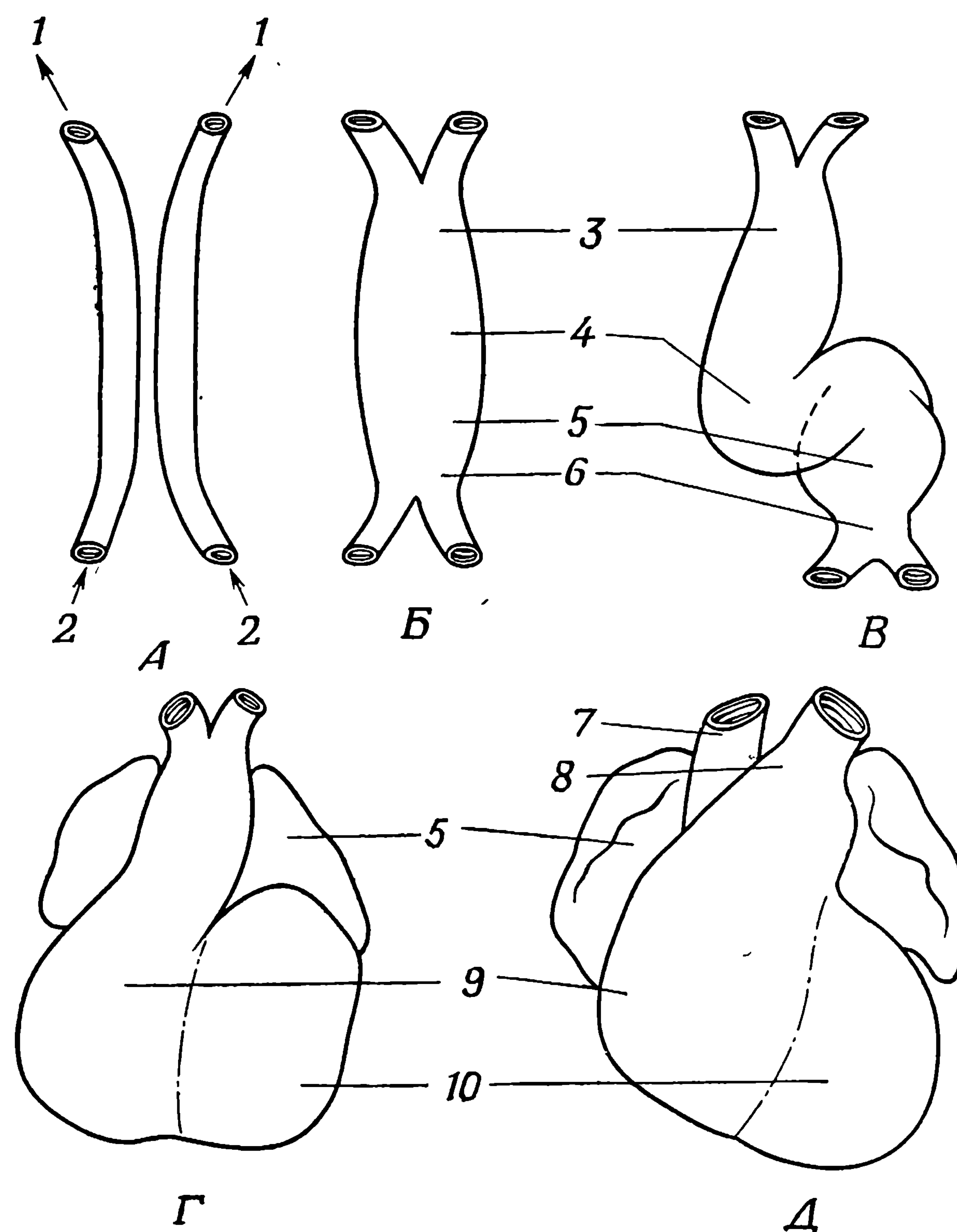


Рис. 571. Последовательные стадии (А — Д) развития сердца (вид с вентральной стороны).

1 — к аортам; 2 — от вен; 3 — артериальный конус; 4 — желудочек; 5 — предсердие; 6 — венозный синус; 7 — аорта; 8 — легочная артерия; 9 — правый желудочек; 10 — левый желудочек.

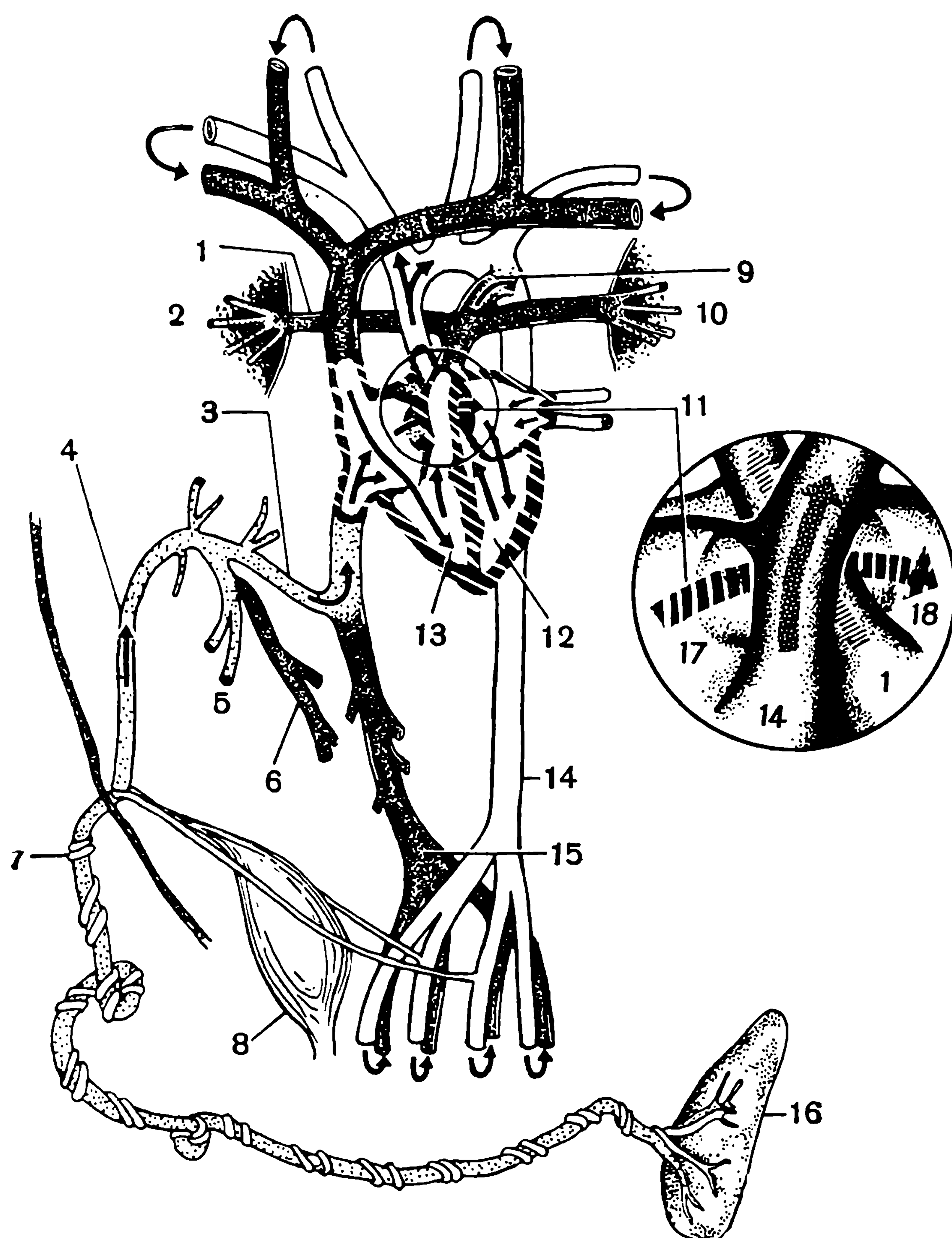


Рис. 572. Кровеносная система человеческого плода.

1 — легочная артерия; 2 — правое легкое; 3 — венозный проток; 4 — пупочная вена; 5 — печень; 6 — воротная вена; 7 — пупочные артерии; 8 — мочевой пузырь; 9 — артериальный проток; 10 — левое легкое; 11 — овальное отверстие; 12 — левый желудочек; 13 — правый желудочек; 14 — аорта; 15 — нижняя полая вена; 16 — плацента; 17 — правое предсердие; 18 — левое предсердие. Пупочные артерии и вены, идущие к плаценте, артериальный (боталлов) проток, соединяющий легочную артерию с аортой, венозный проток, соединяющий пупочную вену с нижней полой веной, и овальное отверстие (foramen ovale) в перегородке между правым и левым предсердиями — все это образования, свойственные только кровеносной системе плода.

Вначале сердце представляет собой более или менее прямую трубку, так что предсердие лежит позади желудочка, но поскольку эта трубка растет быстрее, чем промежуток между местами прикрепления ее переднего и заднего концов, ей приходится выгибаться в одну сторону (рис. 571). Затем желудочек образует изгиб в форме буквы S и оказывается лежащим вентрально по отношению к предсердию, как у взрослого человека. Венозный синус постепенно входит в состав предсердия, которое обрастает его со всех сторон, а большая часть артериального конуса сливается со стенкой желудочка.

В сердце зародыша каждая камера сначала имеется в единственном числе, тогда как у взрослого человека имеется два желудочка и два предсердия — правые и левые. Такое разделение предотвращает смешивание бога-

той кислородом крови из легких с бедной этим газом кровью из остальных частей тела. У зародыша легкие не функционируют, и через них проходит лишь небольшое количество крови. Сердце начинает разделяться на четыре камеры уже на ранней стадии развития. Желудочки полностью разделены уже к концу 2-го месяца; предсердия зародыша разделены лишь частично, и их полное разделение происходит только после рождения, когда *овальное отверстие* между ними окончательно зарастает (рис. 572). До рождения оно должно оставаться открытым, чтобы кровь могла попадать в левую половину сердца, так как у плода лишь небольшое количество крови проходит к левому предсердию через легкие. Без этого отверстия левая половина сердца была бы почти пустой и большая часть крови проходила бы только через правую половину.

358. РАЗВИТИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

Пищеварительный тракт первоначально представлен передней кишкой и задней кишкой — двумя непарными трубками, отделяющимися от желточного мешка в результате роста стенки тела и образования ею складки (рис. 573). По мере роста эмбриона эти трубки тоже растут и сильно удлиняются. Легкие, печень и поджелудочная железа закладываются как полые трубчатые выросты передней кишки и поэтому состоят из энтодермы. Но в их образовании участвует и мезодерма, из которой состоят кровеносные и лимфатические сосуды, соединительная ткань и мускулатура этих органов. Энтодерма образует только внутреннюю выстилку пищеварительного тракта и легких, а также секреторные клетки поджелудочной железы и печени. В поджелудочной железе как ацинарные клетки, выделяющие ферменты, так и клетки островков Лангерганса происходят из трубчатых выростов передней кишки. Легкие первоначально развиваются как непарный вырост, отходящий от вентральной стороны передней кишки. Эта одиночная трубка — зачаток трахеи — вскоре разветвляется на две трубочки — зачатки главных бронхов; последние в свою очередь многократно делятся и образуют тот сложный орган, который представляет собой легкие взрослого человека.

Самый передний участок передней кишки уплощается, так что в поперечном сечении он имеет вид сплюснутого овала, а не круга, и образует *глотку*. В глоточной области от энтодермы с каждой стороны начинают расти по 5 *жаберных мешков*, навстречу которым растут соответствующие впячивания эктодермы. У низших позвоночных, например у рыб, эти две группы впячиваний сливаются друг с другом, образуя сквозные проходы из глотки наружу — *жаберные щели*, которые функционируют как органы дыхания.

У высших позвоночных этого в норме не происходит; впячивания появляются, но это лишь нефункционирующие рудименты, которые превращаются в другие структуры или исчезают. Например, первая пара жаберных мешков образует полость среднего уха и соединяющую ее с глоткой *евстахиеву трубу*. Из второй пары мешков образуются миндалины, а из частей третьей и четвертой пар — тимус (вилочковая железа); другие части их превращаются в парашитовидные железы. Пятая пара жаберных мешков рудиментарна и исчезает. Щитовидная железа образуется из отдельного выроста, отходящего от дна глотки.

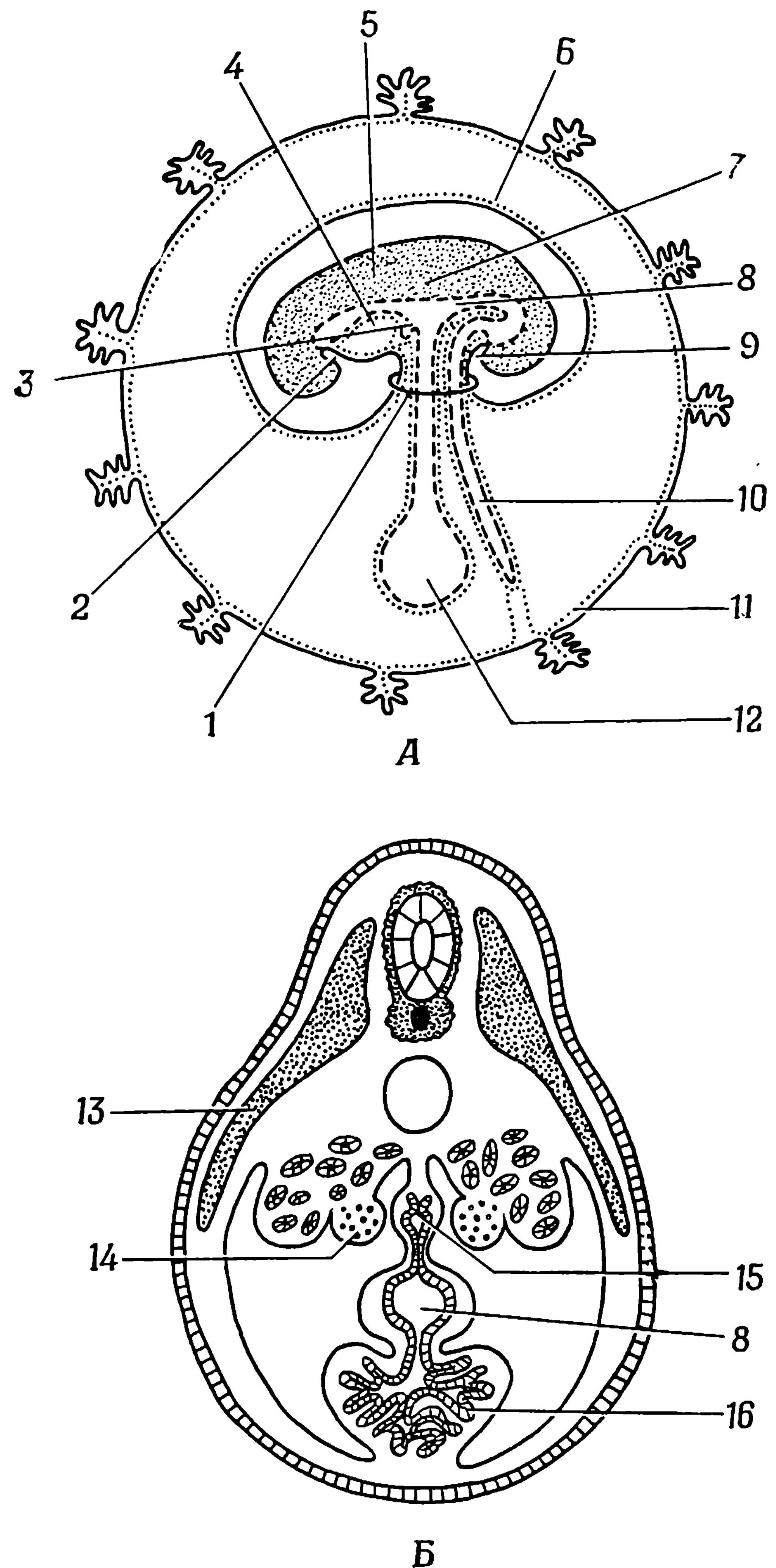


Рис. 573. Стадии развития пищеварительного тракта.

А. Сагиттальный разрез, показывающий развитие желточного мешка и аллантоиса и их отношение к пищеварительной системе. Б. Поперечный разрез через переднюю часть пищеварительного тракта, показывающий образование печени и поджелудочной железы в виде выростов передней кишки. 1 — пупочный канатик; 2 — ротовое впячивание эктодермы; 3 — зачаток печени; 4 — сердце; 5 — зародыш; 6 — амнион; 7 — зачаток поджелудочной железы; 8 — кишка; 9 — анальное впячивание эктодермы; 10 — аллантоис; 11 — хорион; 12 — желточный мешок; 13 — миотом; 14 — половой гребешок; 15 — поджелудочная железа; 16 — печень.

Ротовая полость возникает как неглубокое впячивание эктодермы, растущее навстречу переднему концу передней кишки; разделяющая их перепонка прорывается и исчезает на 5-й неделе развития. Точно так же из эктодермального впячивания, растущего по направлению к задней кишке, образуется анальное отверстие; разделяющая перепонка исчезает в начале 3-го месяца развития.

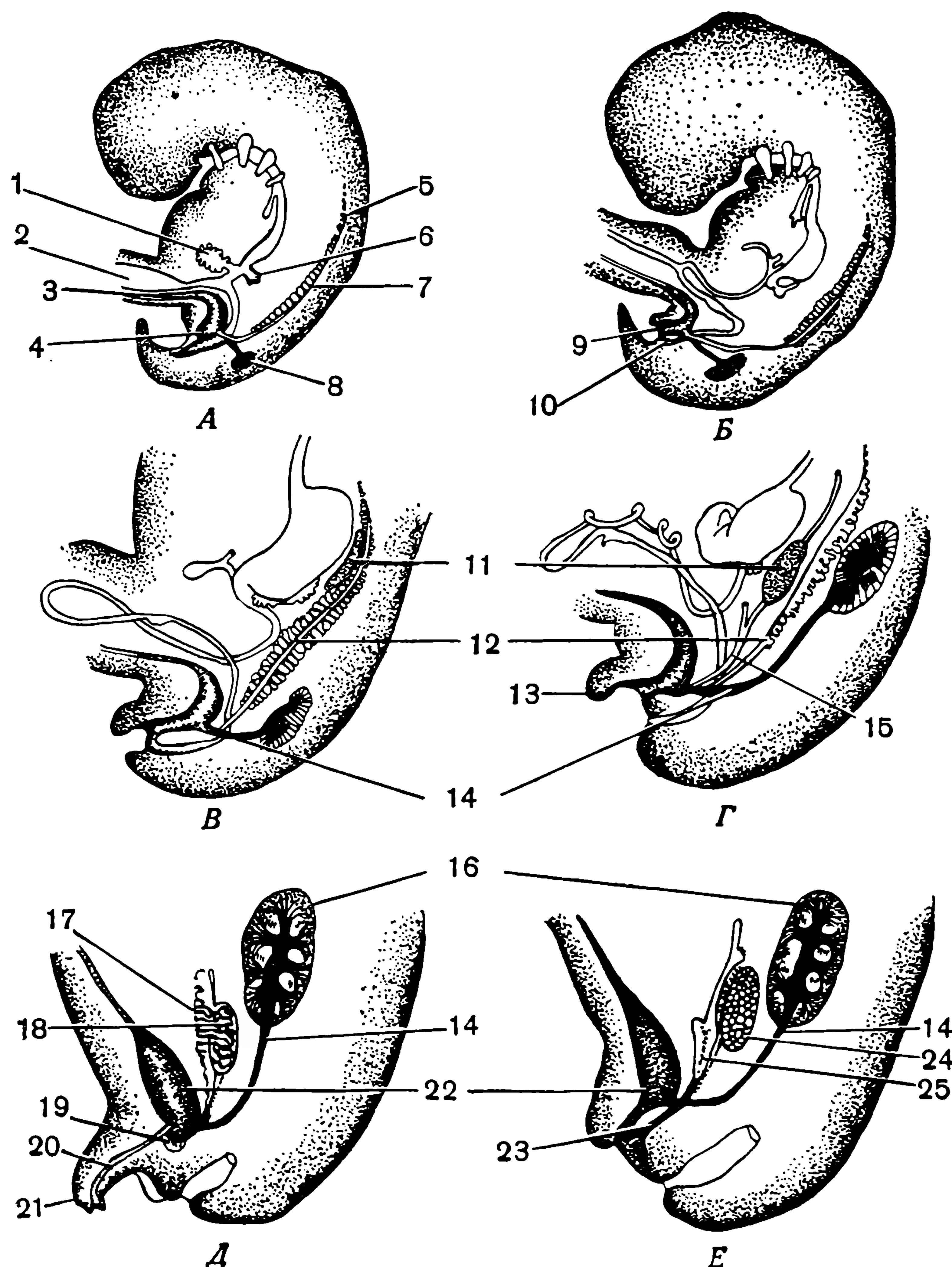


Рис. 574. Схема развития мочевой и половой систем у человека.

А. Начало 5-й недели развития. Б. Начало 6-й недели. В. 7-я неделя. Г. 8-я неделя. Д. Возраст 3 месяца, эмбрион мужского пола. Е. Возраст 3 месяца, эмбрион женского пола. 1 — печень; 2 — желточный мешок; 3 — аллантоис; 4 — клоака; 5 — proneфрос; 6 — поджелудочная железа; 7 — мезонефрос; 8 — метанефрос; 9 — мочеполовой синус; 10 — прямая кишка; 11 — половая железа; 12 — мезонефрический проток; 13 — половой бугорок; 14 — мочеточник; 15 — мюллеров канал; 16 — почка; 17 — придаток яичка; 18 — яичко; 19 — предстательная железа; 20 — мочеиспускательный канал; 21 — половой член; 22 — мочевой пузырь; 23 — влагалище; 24 — яичник; 25 — матка.

359. РАЗВИТИЕ ПОЧКИ

Развитие почки представляет собой один из лучших и наиболее ясных примеров рекапитуляции. У представителей подтипа позвоночных мы встречаем три различных типа почки. Наиболее примитивная почка, так называемая *предпочка* (*пронефрос*), является *дефинитивной* (постоянной, функционирующей у взрослых особей) почкой лишь у некоторых примитивных рыб. У высших рыб и амфибий функционирует *первичная почка* (*мезонефрос*); *вторичная почка* (*метанефрос*) является постоянной почкой у рептилий, птиц и млекопитающих. Но в процессе индивидуального развития у каждого высшего животного повторяется весь эволю-

ционный путь развития этого органа. Так, у эмбрионов лягушки сначала развивается proneфрос, который функционирует в ранний период эмбриональной жизни, до развития постоянной почки — мезонефроса; у человека развивается сначала нефункционирующий proneфрос, затем мезонефрос, который, возможно, функционирует в период утробной жизни, и, наконец, постоянная почка — метанефрос (рис. 574). Эти почки развиваются одна за другой как во времени, так и в пространстве: каждая последующая почка лежит позади предшествующей.

Пронефрос, который у зародыша человека состоит примерно из 7 пар рудиментарных почечных канальцев, развивается в мезодерме

и дегенерирует на 4-й неделе эмбриональной жизни. От канальцев отходит пара протоков, растущих назад и соединяющихся с задней кишкой.

Канальцы мезонефроса возникают на 4-й неделе, достигают наибольшего развития в конце 7-й недели и дегенерируют к 16-й неделе. Эти канальцы впадают в протоки, оставшиеся от дегенерировавшего пронефроса. У зародыша женского пола мезонефрос и его протоки дегенерируют почти полностью, за исключением лишь незначительных нефункционирующих остатков, тогда как у зародыша мужского пола некоторые канальцы сохраняются и превращаются в придаток яичка, а из протоков образуется семявыносящий канал.

Постоянная почка рептилий, птиц и млекопитающих — метанефрос — возникает в виде пары выростов, отходящих от протоков мезонефроса. Из этих выростов развиваются собирательные трубочки и мочеточники, тогда как боуменовы капсулы и извитые канальцы образуются из такой же мезодермы, из которой ближе к переднему концу тела формировались канальцы пронефроса и мезонефроса. Позже эти две части объединяются, образуя почечные канальцы взрослого организма. У зародыша человека метанефрос начинает формироваться на 5-й неделе и в основном завершает свое развитие к концу 16-й недели.

360. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ КЛЕТОК ПРИ ОРГАНОГЕНЕЗЕ

Зачатки различных органов возникают в результате морфогенетических движений слоев эпителиальных клеток или рыхло расположенных клеток мезенхимы. Эти движения сходны с теми, которые происходят при гастрюляции. В определенных участках эпителиальные клетки могут утолщаться и приобретать столбчатую форму; таким образом утолщается, например, эктодерма при образовании нервной пластинки. Иногда слои эпителиальных клеток изгибаются, образуя желобки или карманы, края которых в дальнейшем смыкаются, так что получается трубка или пузырек. Между слоями эпителиальных клеток или в клеточных массах возникают щели, разделяющие один сплошной слой на отдельные пластинки. Пузырьки и трубочки иногда образуются не из впячиваний или складок эпителия, а в результате утолщения эпителиального слоя с последующим возникновением полости внутри утолщенного участка. Обособленные клеточные массы могут сливаться, образуя зачаток нового органа; таким образом сливаются, например, края

нервной пластинки, после того как она свернулась в трубку. Эпителиальные слои могут распадаться, превращаясь в мезенхиму, а клетки мезенхимы иногда вторично организуются в эпителий; они могут также объединяться в сплошную массу без образования эпителиального слоя и позже дифференцироваться в хрящевую, костную или мышечную ткань. Мезенхимные клетки часто скапливаются у различных эпителиальных поверхностей или вокруг таких структур, как пузырьки или трубки; впоследствии они дифференцируются в хрящ или кость и образуют скелетную капсулу вокруг того органа, который развивается из трубки или пузырька.

В некоторых случаях морфогенетическую роль играет специально «запрограммированная» гибель клеток. Локальное отмирание клеток в какой-то области зачатка при том, что соседние клетки остаются здоровыми и продолжают делиться, может привести к изменению формы органа. Например, гибель клеток в определенных участках развивающейся кисти или стопы приводит к обособлению пальцев.

Миграции клеток, составляющие основу морфогенетических движений при органогенезе, легко наблюдать в культурах изолированных эмбриональных клеток. Факторы, направляющие передвижение клеток по определенным путям в определенные участки эмбриона, далеко не ясны; вероятно, какую-то роль здесь играют специфические свойства клеточной поверхности, а в некоторых случаях и свойства субстрата, по которому клетки мигрируют. В мезенхимных участках зародыша межклеточные пространства заполнены коллоидным раствором, частично перешедшим в состояние геля, так что в жидкой фазе в различных направлениях тянутся молекулярные волокна. Эти волокна могут служить субстратом для передвижения клеток мезенхимы и отчасти определять направление их миграции.

361. УРОДСТВА И АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ

Ввиду крайней сложности процессов развития поистине удивительно, что они совершаются с такой правильностью и что уродства возникают так редко. Например, рука у человека состоит из 29 костей, и каждая из них в процессе развития должна приобрести определенные размеры и форму и образовать с соседней костью сустав совершенно определенного типа. Кроме того, должно образоваться 40 с лишним мышц, причем каждая из них должна иметь определенную величину и прикрепляться к соответствующим участкам костей. К этим мыш-

цам подходит множество двигательных и чувствительных нервов, каждый из которых должен соединиться с соответствующими двигательными концевыми пластинками на мышечных волокнах или с рецепторами кожи, сухожилий и суставов. Наконец, к этому нужно еще добавить образование многочисленных артерий и вен, расположенных весьма специфическим образом, чтобы обеспечить снабжение кровью каждой части руки.

Примерно один ребенок из ста рождается с каким-либо значительным дефектом вроде волчьей пасти, отсутствия пальцев на стопе или несращения дуг позвонков (*spina bifida*). Некоторые из этих уродств носят наследственный характер, другие обусловлены воздействием внешних факторов. Эксперименты с плодовыми мушками (дрозофилами), лягушками и мышами показали, что рентгеновские и ультрафиолетовые лучи, изменения температуры и разнообразные химические вещества способны вызывать изменения в ходе развития. Характер возникающего дефекта зависит от того, на какой стадии развития зародыш подвергся действию вредного фактора, но мало связан с природой этого фактора. Например, рентгеновские лучи, введение кортизона и нехватка кислорода вызовут появление сходных дефектов — заячьей губы и волчьей пасти, — если воздействовать этими факторами на сравнимых стадиях развития. В процессе развития есть определенные критические периоды, когда те или иные органы растут особенно быстро и наиболее чувствительны к внешним воздействиям.

Прежде считали, что уродства возникают вследствие испуга или травмы, перенесенных матерью; иногда думали даже, что повреждение какой-либо части тела матери приводит к аномалии развития соответствующей части тела у плода. Однако травмы, с которыми обычно связывали уродства, чаще всего происходили в относительно поздний период беременности, когда дифференцировка органов у плода давно уже закончилась.

362. ВОЗНИКНОВЕНИЕ БЛИЗНЕЦОВ

У человека, обезьян и у многих других животных обычно рождается лишь по одному ребенку или детенышу; у других животных бывает несколько детенышей (у свиньи — до 25). Но примерно в 1 случае из 88 у человека рождается сразу двое детей. Еще реже одновременно рождаются 3, 4, 5 и даже 6 детей. Примерно 75% двоен (а также троен, четверен и т. д.) появляется в результате того, что из яичников выходит одновременно два (или более)

яиц, каждое из которых оплодотворяется и развивается. Такие *разнояйцовые* близнецы могут быть одинакового или разного пола и между ними не больше сходства, чем между братьями и сестрами, родившимися в разное время. Это совершенно самостоятельные индивидуумы с различными наследственными свойствами.

Недавно с целью вызвать овуляцию у женщин, бесплодие которых, по-видимому, было связано с недостаточной выработкой или секрецией гонадотропина, им давали очищенный фолликулостимулирующий гормон человека. При первых попытках применить гормон многие женщины, видимо, получили слишком большую дозу, что вызвало множественную овуляцию; из яичников вышло сразу по 2—10 и более яиц, все они были оплодотворены и начали развиваться. Почти все эти многоплодные беременности окончились выкидышами, но у нескольких женщин с одним или двумя плодами произошли нормальные роды.

В отличие от этого *однойяйцовые (идентичные)* близнецы возникают из одного оплодотворенного яйца, которое на раннем этапе развития разделилось на две (или больше) части, так что из каждой образовался отдельный плод. Такие близнецы, конечно, имеют одинаковый пол, обладают идентичными наследственными особенностями и поэтому настолько сходны между собой, что их трудно отличить друг от друга.

Иногда идентичные близнецы не разделяются полностью, а рождаются, оставаясь соединенными друг с другом; это так называемые *сиамские близнецы*. Встречаются всевозможные степени соединения, от почти полного разделения до почти полного слияния, когда разделены только головы или только ноги. Иногда два близнеца различаются по общим размерам и по степени развития: один вполне нормален, а другой сформирован лишь частично и остается как бы паразитом, прикрепленным к первому. При таких нарушениях развития ребенок обычно умирает во время родов или вскоре после рождения.

363. ИЗМЕНЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ОКОНЧАНИЕМ ВНУТРИУТРОБНОЙ ЖИЗНИ

Тотчас после рождения в организме ребенка наступают большие перемены. До сих пор он получал пищу и кислород через плаценту; теперь должны начать функционировать его собственные дыхательная и пищеварительная системы. С этим связаны и существенные изменения в системе кровообращения: пупочные артерии и вены перерезаны и кровь протекает через сердце и легкие по-иному.

Полагают, что первый вдох новорожденного ребенка вызывается накоплением в крови после перерезки пуповины CO_2 , которая стимулирует дыхательный центр в продолговатом мозгу. В результате этого легкие расширяются, что в свою очередь ведет к расширению их кровеносных сосудов, до того находившихся в частично спавшемся состоянии, и кровь из правого желудочка течет во все возрастающих количествах через легочные сосуды, вместо того чтобы течь через артериальный (боталлов) проток, соединявший легочную артерию с аортой во время утробной жизни. Увеличение количества крови, возвращающейся из легких в левое предсердие, приводит к закрытию клапанообразного овального отверстия (рис. 575). Эти изменения наступают тотчас после рождения, и вскоре клапан овального отверстия прирастает к последнему, артериальный проток дегенерирует и устанавливается путь кровообращения, свойственный взрослому человеку. Иногда овальное отверстие не закрывается или артериальный проток не зарастает; тогда аэрированная и неаэрированная кровь смешиваются, и кожа ребенка становится синюшной из-за недостаточного насыщения крови кислородом. В настоящее время в результате нескольких лет экспериментирования на собаках

разработаны тонкие хирургические методы, позволяющие производить операцию на сердце и излечивать это состояние.

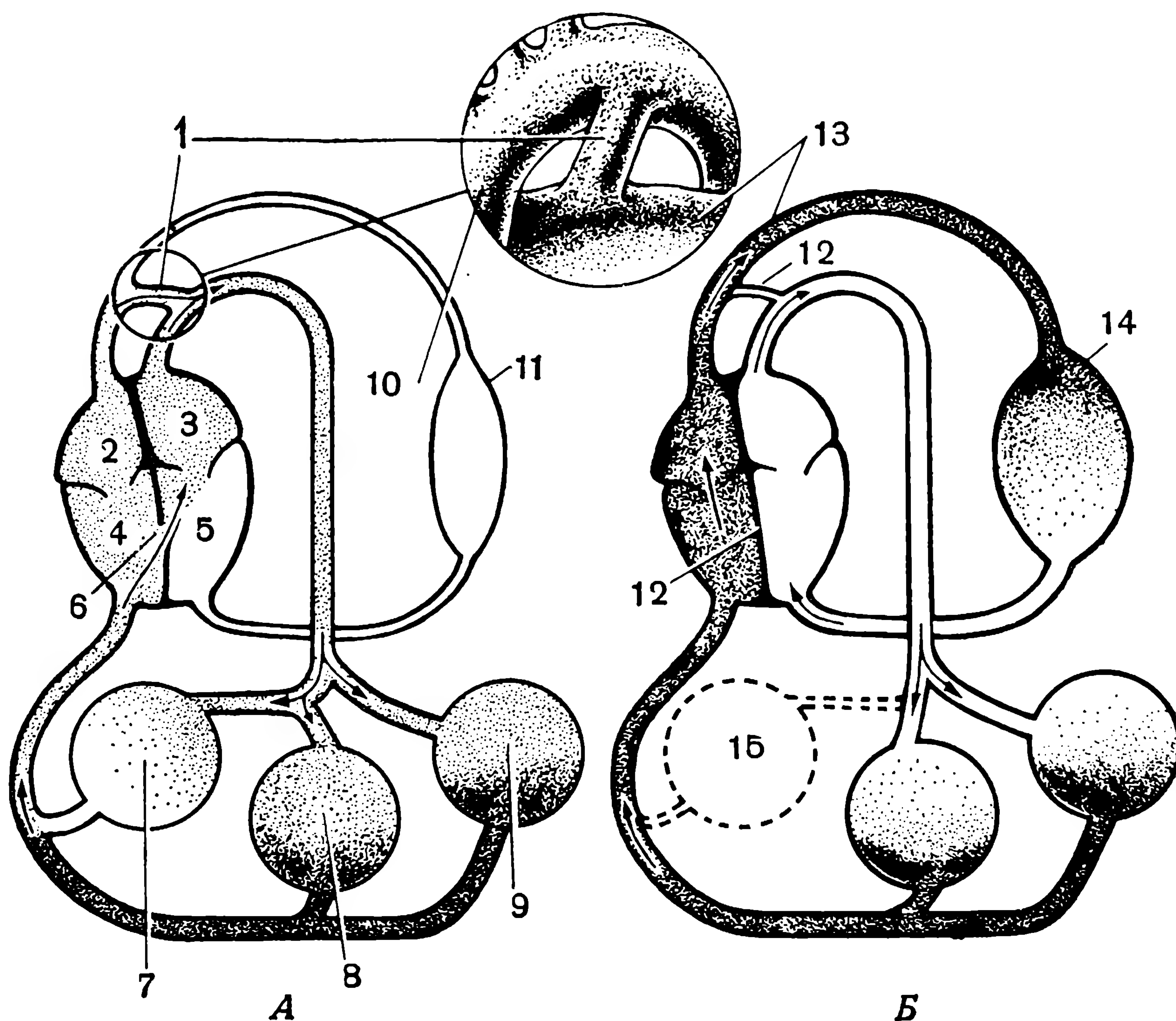
364. ПОСТНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

После рождения развитие, конечно, не прекращается. Зубы и половые органы у новорожденного сформированы еще не полностью и пропорции тела сильно отличаются от пропорций взрослого человека (рис. 576). Голова на ранних стадиях развития относительно больше, чем у взрослого; у двухмесячного плода она составляет около половины тела, но рост ее заканчивается в раннем детстве, так что у взрослого человека ее относительные размеры меньше, чем у новорожденного. Руки достигают пропорциональной величины вскоре после рождения, ноги же — лишь примерно к 10 годам. Последними достигают зрелости наружные половые органы, которые начинают быстро расти только в период между 12-м и 14-м годами.

Степень зрелости и самостоятельности только что вылупившегося птенца или новорожденного детеныша весьма различна у разных видов. Цыплята и утята сразу после вылупления начинают бегать и есть твердую пищу, а у мали-

Рис. 575. Изменения в кровеносной системе человека, происходящие после рождения.

А. Кровеносная система плода (ср. рис. 572). Б. Кровеносная система новорожденного ребенка. Участки с кровью, богатой кислородом, оставлены белыми, а с кровью, бедной кислородом, сильно затушеваны; те части, которые содержат смесь той и другой крови, затушеваны слабее. У эмбриона очень мало крови проходит через легкие; большая часть крови из правого предсердия попадает в аорту через овальное отверстие в межпредсердной перегородке или через артериальный проток, соединяющий легочную артерию с аортой. После рождения происходят следующие изменения: плацентарное кровообращение прекращается, легкие расширяются, овальное отверстие закрывается, артериальный проток закрывается и дегенерирует. 1 — артериальный проток; 2 — правый желудочек; 3 — левый желудочек; 4 — правое предсердие; 5 — левое предсердие; 6 — овальное отверстие; 7 — плацента; 8 и 9 — органы тела; 10 — аорта; 11 — легкие (не функционируют); 12 — отверстие закрылось; 13 — легочная артерия; 14 — легкие (расширились); 15 — плацента перестала функционировать.



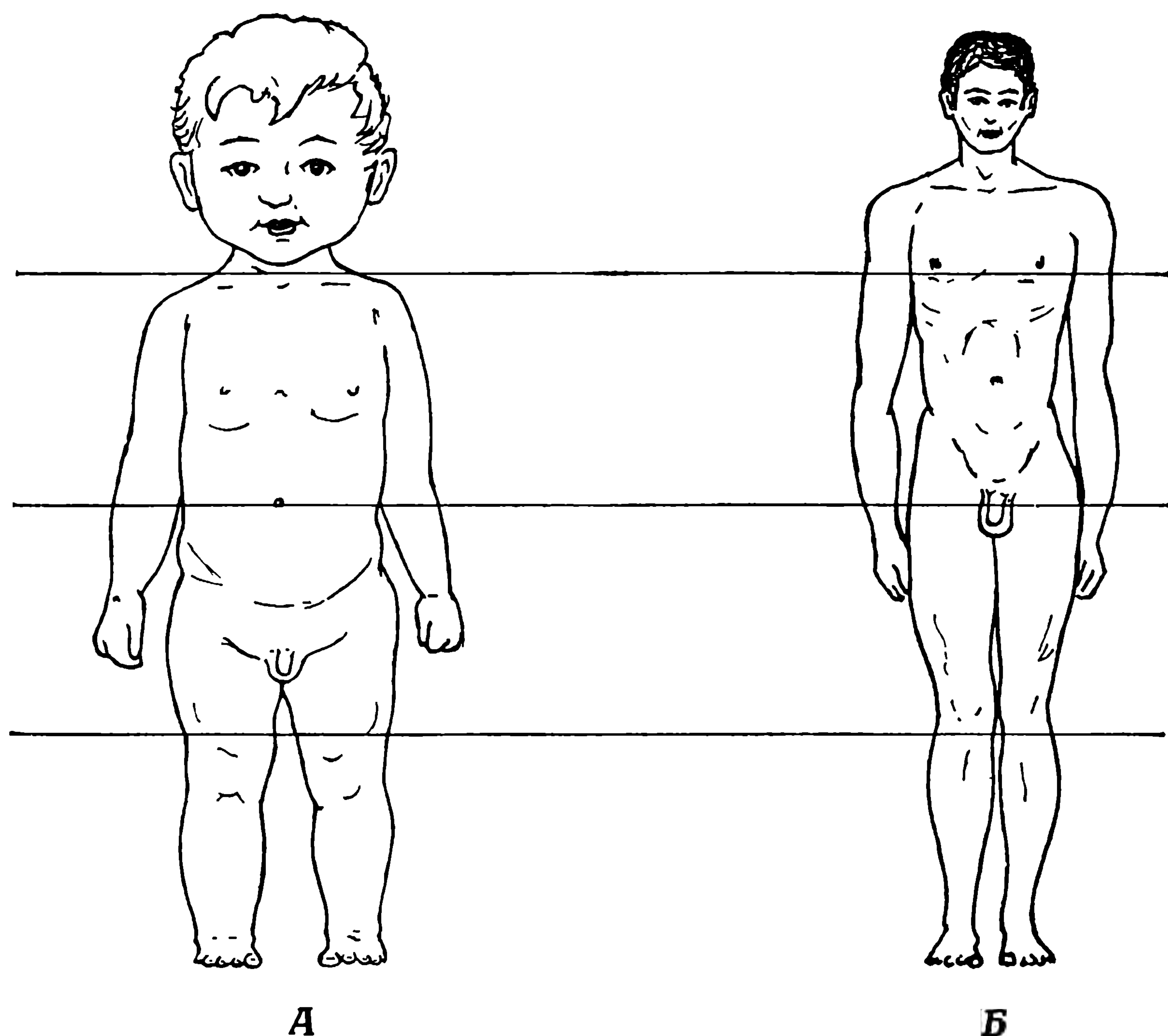


Рис. 576. Относительные размеры головы, рук и ног у маленького ребенка (А) и у взрослого человека (Б).

новки только что вылупившиеся птенцы слепые, перьев на них очень мало и они не могут стоять. Новорожденные морские свинки покрыты шерстью, имеют зубы и могут есть твердую пищу. Напротив, новорожденные крысята и мышата, так же как и человеческое дитя, совершенно беспомощны и целиком зависят от родителей. Процессы развития, происходящие после рождения, отчасти представляют собой размножение и дифференцировку клеток, но значительную роль в них играет и рост клеток, образовавшихся ранее. Вес и размеры растущего животного или растения изменяются во времени по S-образной кривой, которая поразительно сходна с кривой роста целой популяции особей (разд. 384). Но если биологи уже могут указать некоторые факторы (элементы «сопротивления среды»), стабилизирующие численность популяции на определенном уровне, то о факторах, приводящих к прекращению деления и роста клеток, известно очень немного. Некоторые растения и животные вообще никогда не перестают расти, хотя рост их со временем замедляется.

Яйцо человека имеет диаметр около 100 мкм, его лишь с трудом можно увидеть невооруженным глазом. Длина тела новорожденного ребенка составляет уже около 50 см, что примерно в 5000 раз больше размеров яйца. В период от рождения до взрослого состояния рост увеличи-

вается всего в три с половиной раза, достигая примерно 175 см. С наибольшей скоростью рост в длину происходит на 4-й месяц утробной жизни. Некоторое ускорение роста отмечается

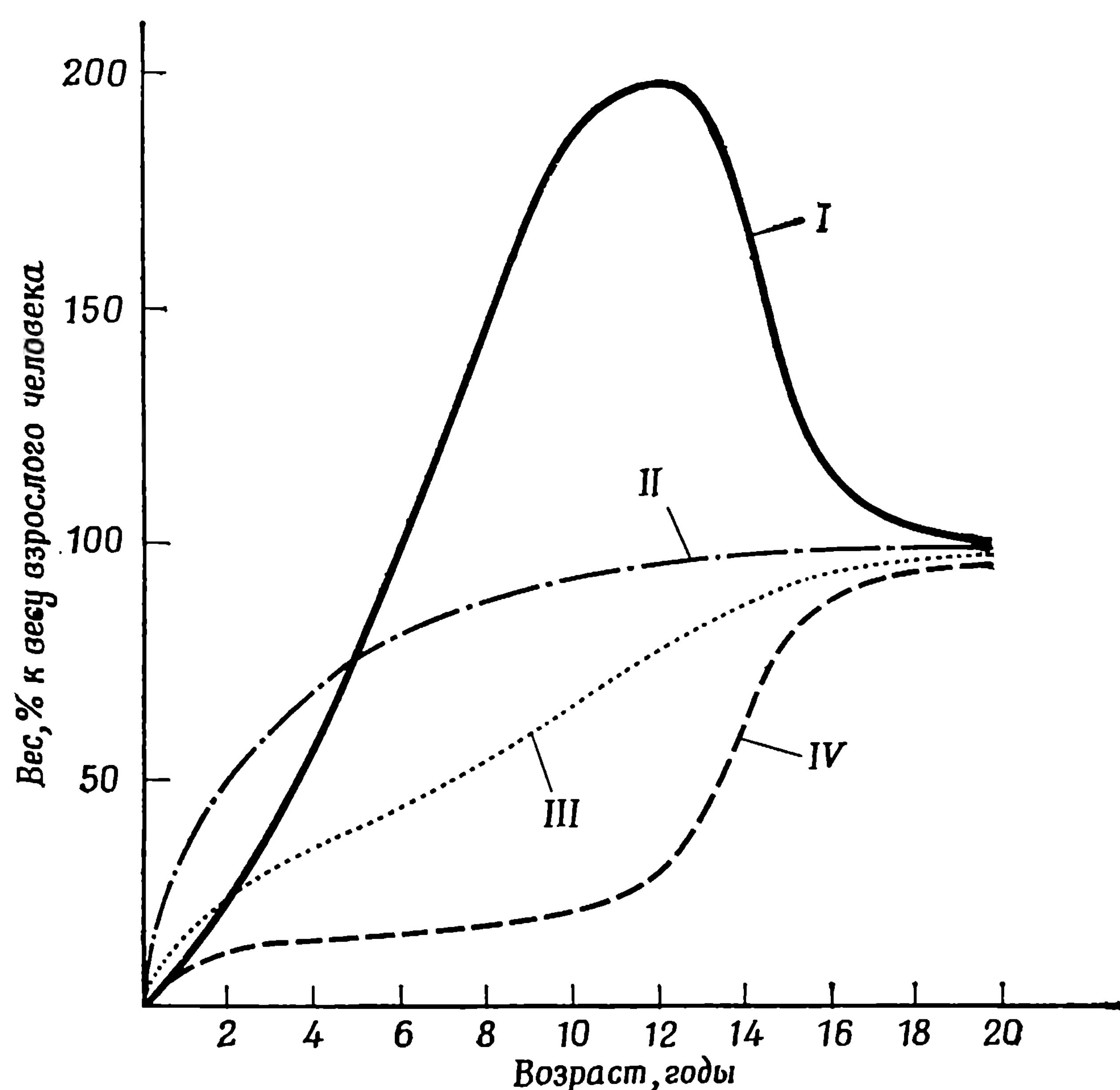


Рис. 577. Относительный рост различных систем органов у человека.

I — лимфоидная система; II — нервная система; III — общие размеры тела; IV — половая система.

также в начале периода полового созревания; оно достигает максимума в возрасте около 12 лет у девочек и около 14 лет у мальчиков.

Каждой части организма свойственна определенная кривая роста. Кривую роста каждого органа можно отнести к одному из четырех основных типов (рис. 577). Кривая для скелета аналогична кривой роста всего тела. Головной и спинной мозг растут сравнительно быстро в раннем детстве и к 10 годам достигают почти окончательных размеров. Кривая роста лимфоидной ткани принадлежит к третьему типу: количество ее достигает максимума к 12 годам, а затем уменьшается и примерно к 20 годам устанавливается на уровне, свойственном взрослому человеку. Четвертый тип роста характерен для органов размножения, которые до 12 лет (или около того) растут очень медленно, а затем, в период созревания, начинают быстро развиваться.

365. ПРОЦЕСС СТАРЕНИЯ

Поскольку развитие в самом широком смысле слова означает любые биологические изменения, происходящие с течением времени, то к развитию следует относить и те изменения, которые ведут к понижению функциональных возможностей взрослого организма, т. е. процессы, которые принято называть *старением*. Понижение функций различных систем в организме человека, особенно заметное в пожилом возрасте, может начинаться значительно раньше, иногда в детстве или даже в период внутриутробной жизни. В этом отношении отдельные системы могут резко различаться между собой: процесс старения различных частей тела протекает далеко не равномерно. Например, один 75-летний старик утратил 64% вкусовых почек, 44% почечных клубочков и 37% аксонов в спинномозговых нервах по сравнению с 30-летним возрастом. Нервные импульсы распространялись у него на 10% медленнее, кровоснабжение мозга уменьшилось на 20%, скорость клубочковой фильтрации — на 31%, а жизненная емкость легких — на 44%. Процессы старения сравнительно мало изучены, но сейчас они стали объектом интенсивных исследований. Благодаря успехам медицины и здравоохранения значительно больше людей доживает теперь до преклонного возраста, однако максимальная продолжительность жизни человека не увеличилась.

Очень интересной моделью процесса старения у человека может служить редкая наследственная аномалия развития, называемая *прогерией*. Страдающие ею индивидуумы развива-

ются более или менее нормально примерно до 1 года, а затем у них начинают появляться изменения, которые считаются типичными для старения: выпадают волосы, прекращается рост и постепенно они приобретают старческую внешность; в коллагене соединительнотканного слоя кожи образуется очень много поперечных связей, как это бывает в старости. Такие больные обычно умирают в возрасте 10—15 лет от коронарной болезни сердца, развивающейся вследствие общего атеросклероза.

Клетки, которые претерпевают дифференцировку и перестают делиться, по-видимому, больше подвержены старению, чем те, которые делятся на протяжении всей жизни. У нервных и мышечных клеток, рано теряющих способность к делению, снижение функциональной способности наступает в более раннем возрасте, чем, например, в тканях селезенки и печени, клетки которых сохраняют способность делиться.

Было выдвинуто много различных теорий относительно природы процессов старения: что старение связано с гормональными изменениями; что оно обусловлено *аутоиммунными реакциями* (аллергическими реакциями на определенные компоненты собственного организма, приводящими к разрушению этих компонентов антителами); что оно связано с накоплением в клетках специфических отходов (теория «шлаков»); что причиной старения являются изменения в структуре макромолекул, например коллагена (увеличение числа поперечных связей между спиральными цепями); что соединительная ткань с возрастом теряет упругость вследствие накопления кальция, и это ведет к уменьшению подвижности суставов и уплотнению артерий; что старение связано с образованием перекисей липидов под действием свободных радикалов или, наконец, с разрушением клеток гидролазами, освобождающимися при распаде лизосом. Существует также ряд теорий относительно первичных причин старения. Некоторые авторы полагают, что оно связано с накоплением соматических мутаций вследствие непрерывного воздействия космических и рентгеновских лучей; такие мутации могли бы снижать способность клеток к нормальному функционированию. По всей вероятности, старение представляет собой часть нормального онтогенеза и обусловлено процессами того же рода, что и те, которые приводят к повышению функциональной способности различных систем организма в более ранние периоды жизни. Возможно, что эти процессы наряду с другими запрограммированы в геноме. Подобно другим процессам развития, старение ускоряется под

влиянием определенных внешних факторов и протекает у разных индивидуумов с разной скоростью вследствие генетических различий между ними. Наилучшие шансы на долголетие дает долголетие ближайших прямых предков. Как показывают экспериментальные данные, старение, по крайней мере у крыс, можно замедлить, ограничивая калорийность пищевого рациона. Тощие крысы в среднем живут дольше, чем жирные!

366. ПРОЦЕССЫ РАЗВИТИЯ У РАСТЕНИЙ

Развитие семенного растения в самой основе своей существенно отличается от развития зиготы у животных. Яйцеклетка остается внутри завязи и оплодотворяется мужским генеративным ядром, которое проникает к ней по пыльцевой трубке (рис. 578). Семенным растениям свойственно нигде больше не встречающееся двойное оплодотворение: второе генеративное ядро сливается с двумя полярными ядрами, находящимися в яйцеклетке, и таким образом дает начало триплоидному эндосперму (разд. 170). Оплодотворенное яйцо, или зигота, в результате нескольких поперечных делений дает цепочку из клеток, уходящую внутрь зародышевого мешка (макрогаметофита). Последняя клетка в этой цепочке делится в других плоскостях, в результате чего образуется группа из 8 клеток — будущий зародыш; остальная часть цепочки дает *подвесок*, который растет и проталкивает развивающийся зародыш в глубь зародышевого мешка. В результате делений первоначального ядра эндосперма воз-

никает много таких же триплоидных ядер, которые располагаются вокруг развивающегося зародыша и вокруг стенок зародышевого мешка. Позднее между этими ядрами эндосперма появляются клеточные мембраны, так что образуются отдельные клетки; эти клетки продолжают делиться и расти, и масса эндосперма увеличивается. Зародыш и эндосперм окружены одним или двумя *интегументами*, или *семенными покровами*, происходящими из ткани материнского растения.

У зародыша развиваются одна или две *семядоли* (первичные листья), которые либо становятся толстыми и мясистыми, заполняясь резервными питательными веществами, либо остаются тонкими. При прорастании семян фасоли их семядоли увеличиваются и начинают осуществлять фотосинтез, так как в них образуется хлорофилл. Выше места отхождения семядолей развивается верхняя часть стебелька — *надсемядольное колено* (*эпикотиль*), состоящее из точки роста (*почечки*), которую окутывает пара миниатюрных свернутых листочков. Ниже семядолей находится продолжение стебелька — *подсемядольное колено* (*гипокотиль*), из кончика гипокотилия (*зародышевого корня*) образуется первичный корень молодого проростка (рис. 579).

У гороха и фасоли семядоли поглощают из эндосперма все питательные вещества еще до того, как семя отделится от родительского растения, у кукурузы же зародыш начинает всасывать пищу из эндосперма только после начала прорастания семени. Митотические деления в зародыше прекращаются, и он перехо-

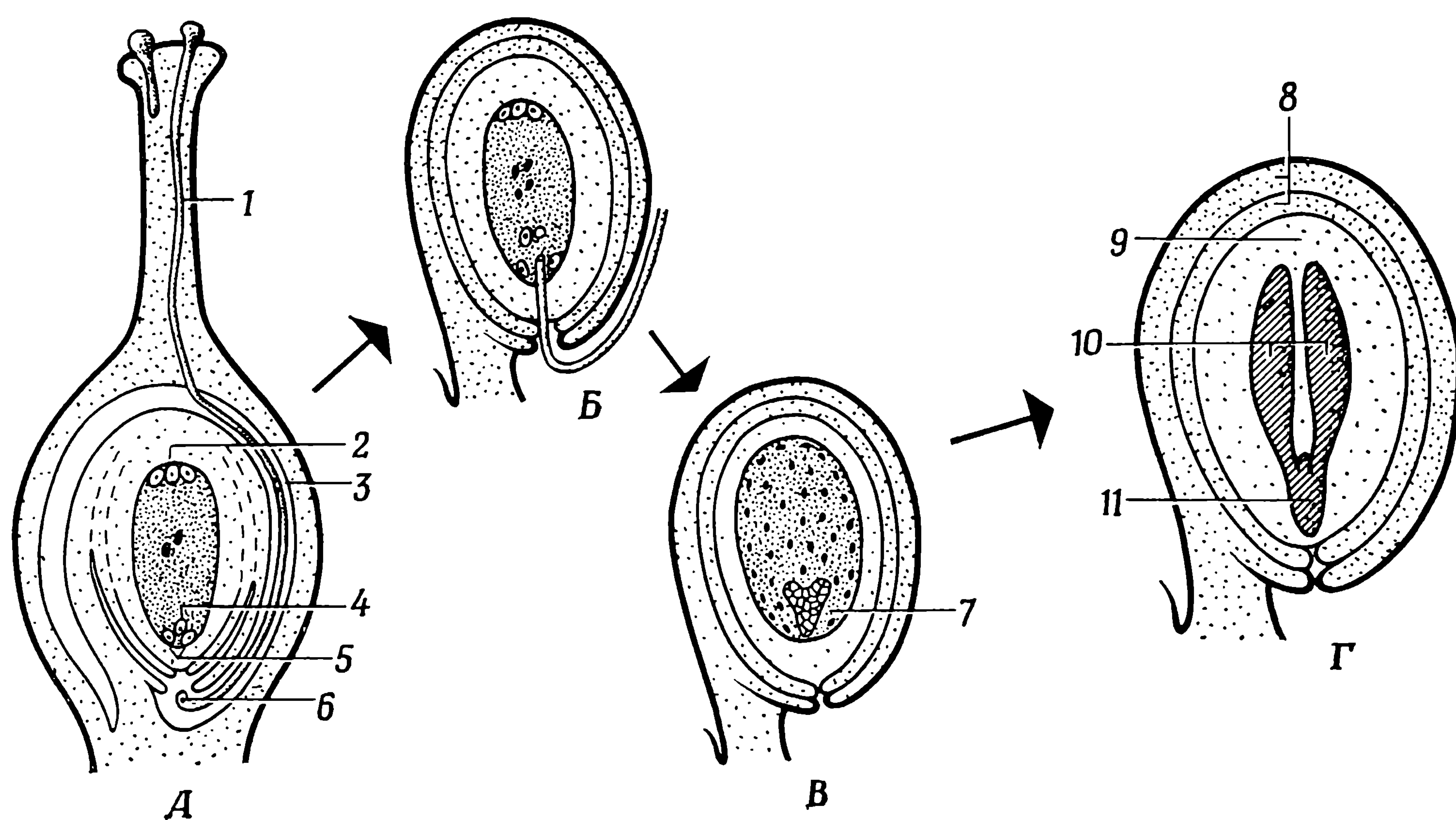


Рис. 578. Процесс оплодотворения (А—Г) у покрытосеменного растения, приводящий к образованию диплоидной ($2n$) зиготы и триплоидного ($3n$) эндосперма (объяснения в тексте).

1 — пыльцевая трубка; 2 — антиподы; 3 — мужские ядра; 4 — женская гамета; 5 — синергиды; 6 — ядро пыльцевой трубки; 7 — зародыш; 8 — покровы семени; 9 — эндосперм; 10 — семядоли; 11 — гипокотиль.

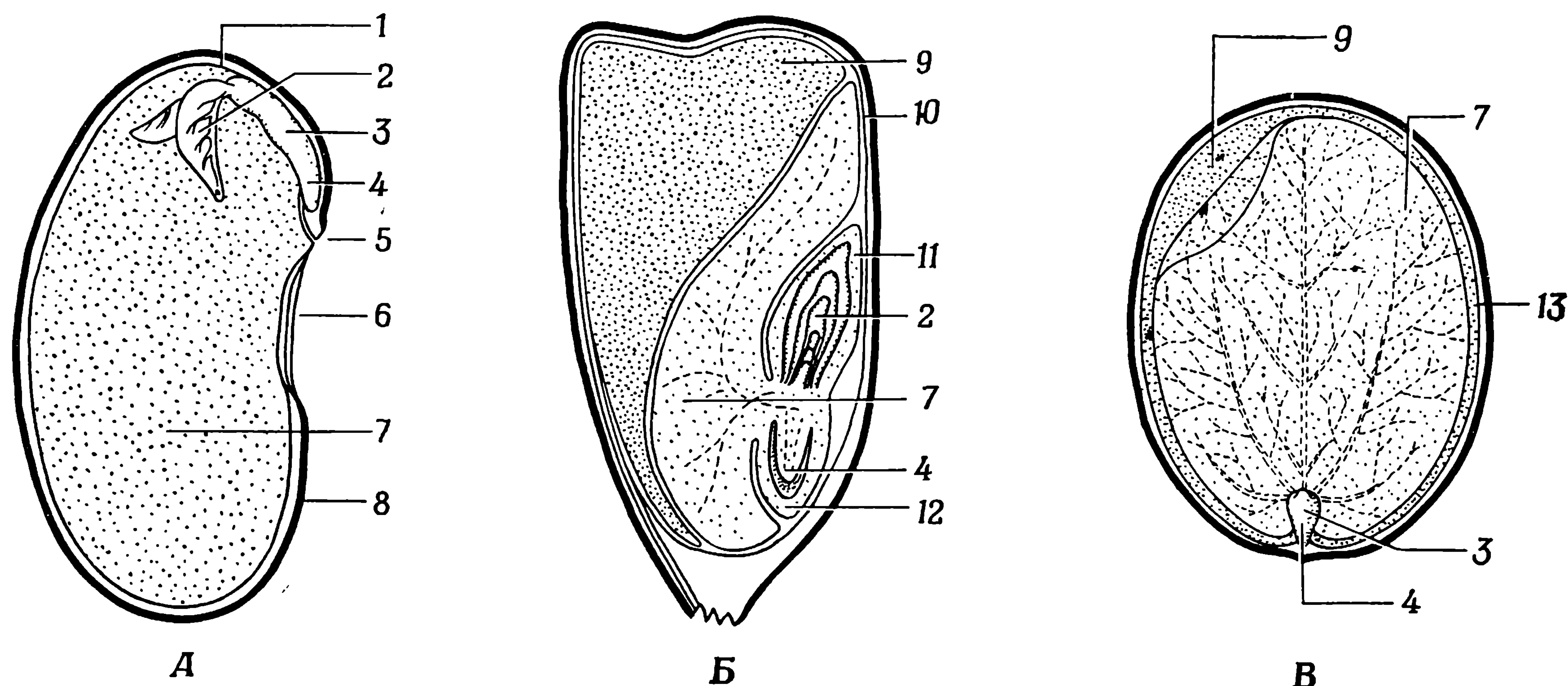


Рис. 579. Развитие зародыша в семени фасоли (А), кукурузы (Б) и клеверины (В).

1 — эпикотиль; 2 — почечка; 3 — гипокотиль; 4 — корешок; 5 — микропиле; 6 — рубчик семени; 7 — семядоля; 8 — покровы семени; 9 — эндосперм; 10 — покровы плода и семени; 11 — coleoptиль; 12 — coleориза; 13 — покровы семени.

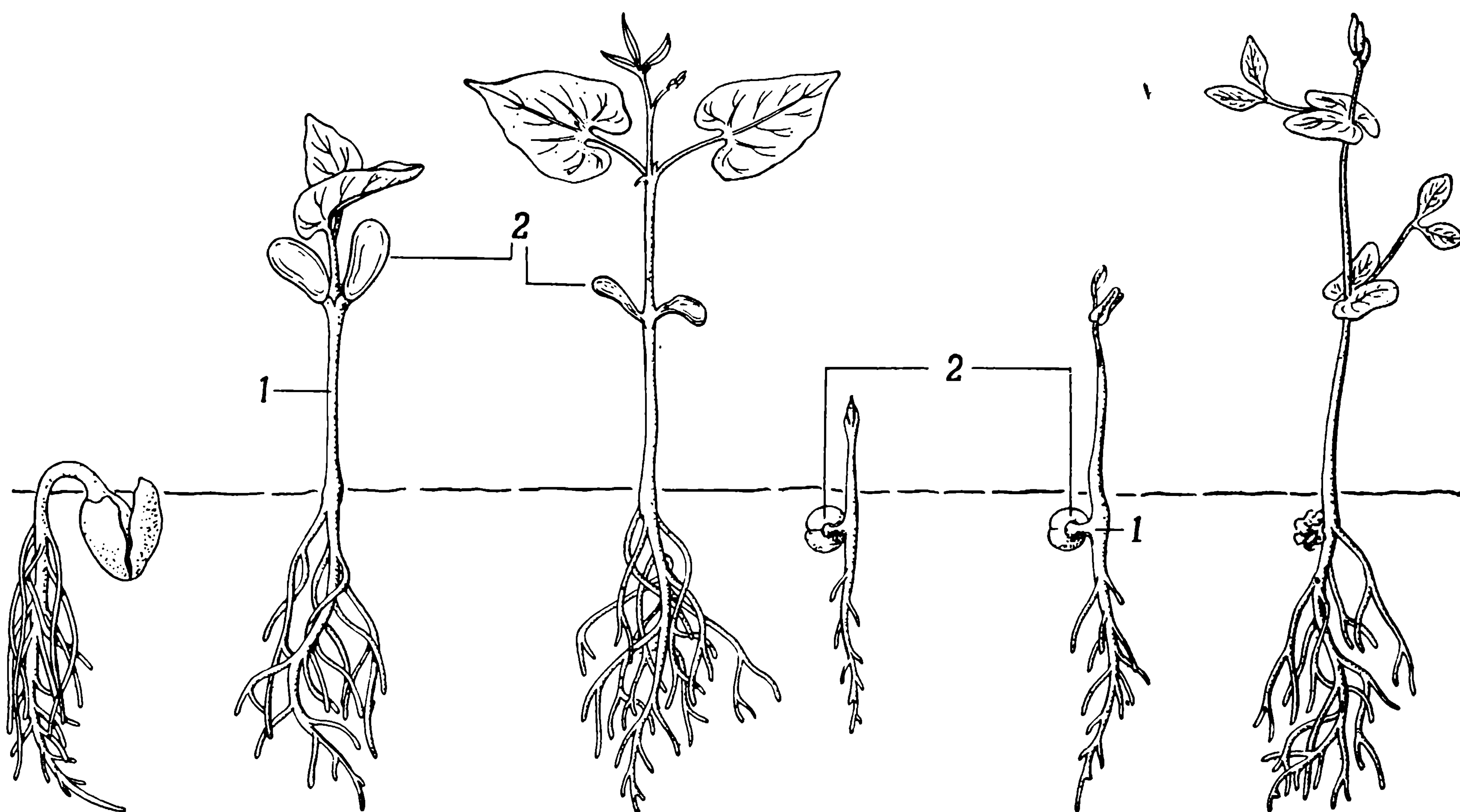


Рис. 580. Прорастание семени и развитие проростка у фасоли (слева) и гороха (справа).

1 — гипокотиль; 2 — семядоли.

дит в состояние покоя. Зрелое сухое семя рано или поздно отделяется от родительского растения и остается как бы «спящим» в течение многих месяцев или даже лет. В конце концов оно прорастает, поглощая воду, которая размягчает его покровы и усиливает активность ферментов в клетках зародыша. Во время прорастания интенсивность обмена резко повышается, клетки снова начинают делиться и зародыш, увели-

чиваясь в размерах вследствие поглощения воды и роста клеток, разрывает семенные покровы. Корешок его удлиняется, растет вниз, углубляясь в почву, на нем появляются корневые волоски и боковые корни. У фасоли верхняя часть гипокотилия удлиняется и изгибается дугой, а затем, выпрямляясь, поднимает семядоли и эпикотиль над поверхностью земли (рис. 580). Оказавшись на свету, верхняя почеч-

ка расправляется и образует стебель и первые настоящие листья. Пищевые запасы, накопленные в семядолях, по мере роста молодого растения быстро используются; когда стебель и листья проростка начинают сами вырабатывать питательные вещества путем фотосинтеза, семядоли сморщиваются и опадают. У других растений, например у гороха, гипокотиль не удлиняется и семядоли не поднимаются над землей; эпикотиль у гороха вытягивается и растет вверх, и когда он выходит из почвы, начинают разворачиваться молодые листочки.

Зародыш, находящийся в семени, фактически представляет собой миниатюрное растение с уже дифференцированными корнем, побегом и листьями. Прорастание семени — это возобновление роста, сопровождающее резкое повышение интенсивности обмена, которое происходит тогда, когда семя попадает в теплую, влажную аэробную среду.

Проросток растет сначала медленно, затем быстрее, а потом рост опять замедляется, так что в целом кривая роста имеет S-образную форму; возникают новые ветви и листья и наконец образуются цветочные почки и цветки. Некоторые растения зацветают под влиянием изменений температуры или длины дня, вероятно при участии гормональных факторов (разд. 287). Кустарники и деревья обычно начинают цвести и давать семена лишь после нескольких, иногда многих, лет роста. У деревянистых растений имеется *камбий* — слой ткани, клетки которой продолжают делиться и дифференцироваться. Клетки наружной стороны этого слоя образуют флоэму, а клетки внутренней стороны — ксилему; факторы, определяющие эту дифференцировку, неизвестны. Экспериментальное исследование факторов, инициирующих и регулирующих морфогенез у растений, ведется сейчас во многих лабораториях. Методы выращивания изолированных клеток, тканей и органов растений в стерильных культурах (рис. 581) позволили уже получить некоторые данные о действующих здесь механизмах и обещают дать еще больше в будущем. Эти несколько упрощенные системы, которые легче поддаются анализу и контролю, чем целые растения, были использованы при изучении полярности и симметрии эмбрионального роста, координации роста различных частей растения (например, корня и стебля) и природы процессов дифференцировки и регенерации.

По мнению большинства биологов, важную роль в дифференцировке играет синтез новых видов информационной РНК, кодирующих специфические белки, характерные для нового вида ткани. Эти белки, обладающие специфическими ферментативными свойствами, катализируют определенные биохимические процессы, которые и приводят к дифференцировке ткани.

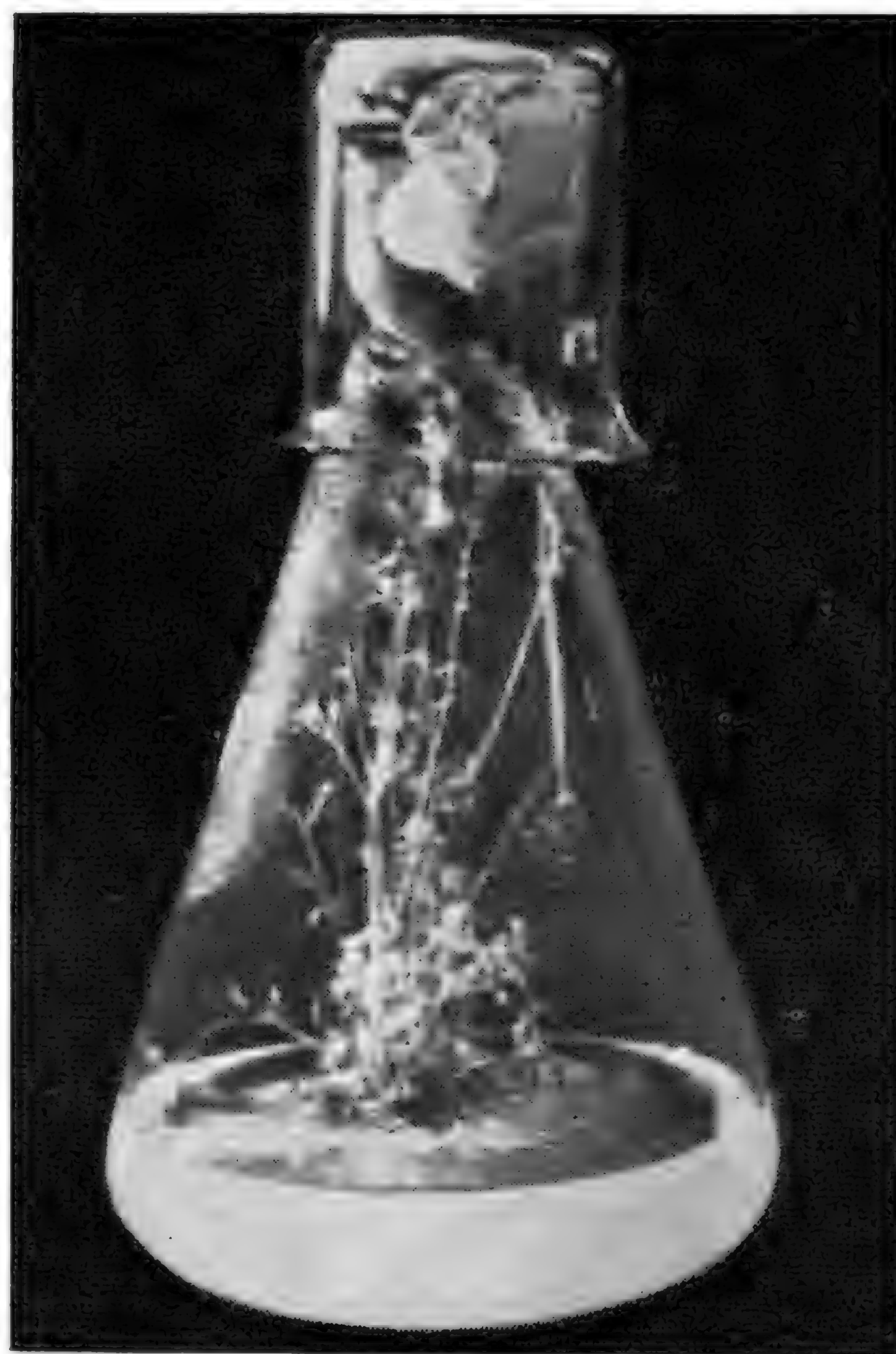


Рис. 581. Растение, выращенное в культуре из одиночной изолированной клетки зрелой моркови.

Очевидно, каждая клетка взрослого растения содержит всю генетическую информацию, необходимую для построения целого организма.

Очевидно, каждая клетка взрослого растения содержит всю генетическую информацию, необходимую для построения целого организма. Классические опыты Дж. Боннера и его сотрудников показали, что в семенах гороха появляется специфический белок (глобулин), которого нет ни в каких других тканях растения гороха. Хотя существующие концепции уже позволяют в принципе объяснить появление нового белка, мы еще не в состоянии понять удивительные процессы морфогенеза — развития специфической формы. Первые листья, появляющиеся, например, у плюща, могут иметь совсем не такую форму, как листья, которые образуются позже. Это зависит, по крайней мере отчасти, от действия таких гормонов, как гиббереллин, но здесь играют роль и другие, пока еще не известные, морфогенетические факторы.

367. ДИФФЕРЕНЦИРОВКА

Одна из важнейших нерешенных проблем современной биологии — это вопрос о природе тех механизмов, которые направляют развитие определенным образом, обуславливают появление органов в соответствующие сроки и их соотношения друг с другом. Каким образом из одной клетки — оплодотворенного яйца — может возникнуть множество типов клеток взрослого организма, столь разнообразных по строению, функциям и химическим особенностям? Успехи в области биохимической генетики, достигнутые за два последних десятилетия, открывают новые теоретические и экспериментальные подходы к этой проблеме.

Сейчас уже имеется детально разработанная теория о том, как происходит передача генетической информации от одного поколения клеток к другому и как эта информация перекодируется в каждой клетке, обеспечивая синтез специфических ферментов и других белков. Однако такая система приводила бы к созданию многоклеточного организма, каждая клетка которого содержала бы тот же набор ферментов, что и все остальные клетки. Необходимы дополнительные гипотезы, которые отвечали бы на следующие вопросы: 1) как регулируется количество того или иного фермента, синтезируемое в данной клетке; 2) почему тот или иной фермент появляется на определенной стадии развития организма и 3) почему в клетках каждого типа образуются свои специфические комплексы белков, хотя все клетки многоклеточного организма содержат одну и ту же генетическую информацию?

Любая приемлемая модель процесса развития должна объяснить, как происходит взаимодействие генетических и негенетических факторов, совместно определяющих дифференцировку клеток и тканей. Почему эпикотиль развивающегося семени гороха приобретает отрицательный геотропизм и растет вверх, тогда как находящийся рядом с ним гипокотиль, состоящий из клеток с той же генетической информацией, обладает положительным геотропизмом и растет вниз? Почему клетки наружной поверхности камбия дифференцируются в ткань флоэмы, тогда как генетически идентичные им клетки внутренней поверхности камбия дифференцируются в ксилему?

Согласно различным гипотезам, дифференцировку обуславливают следующие факторы: 1) какое-то расщепление генетического материала при митозе; 2) возникновение в развивающемся зародыше химических градиентов; 3) соматические мутации; 4) действие химических

организаторов или, наконец, 5) индукция специфических ферментов.

На раннем этапе развития эмбриологии было широко распространено представление о том, что в яйце или сперматозоиде содержится крошечный, но вполне сформированный зародыш, который в дальнейшем просто разворачивается и растет, пока не превратится во взрослый организм. Эту теорию *преформации* постепенно вытеснила противоположная ей теория *эпигенеза*, согласно которой оплодотворенное яйцо лишено всякой структуры или внутренней организации, а развитие происходит путем последовательной дифференцировки различных частей. В действительности, однако, развитие не протекает чисто эпигенетическим путем. В определенных участках яйца и раннего эмбриона, по-видимому, локализованы извест-

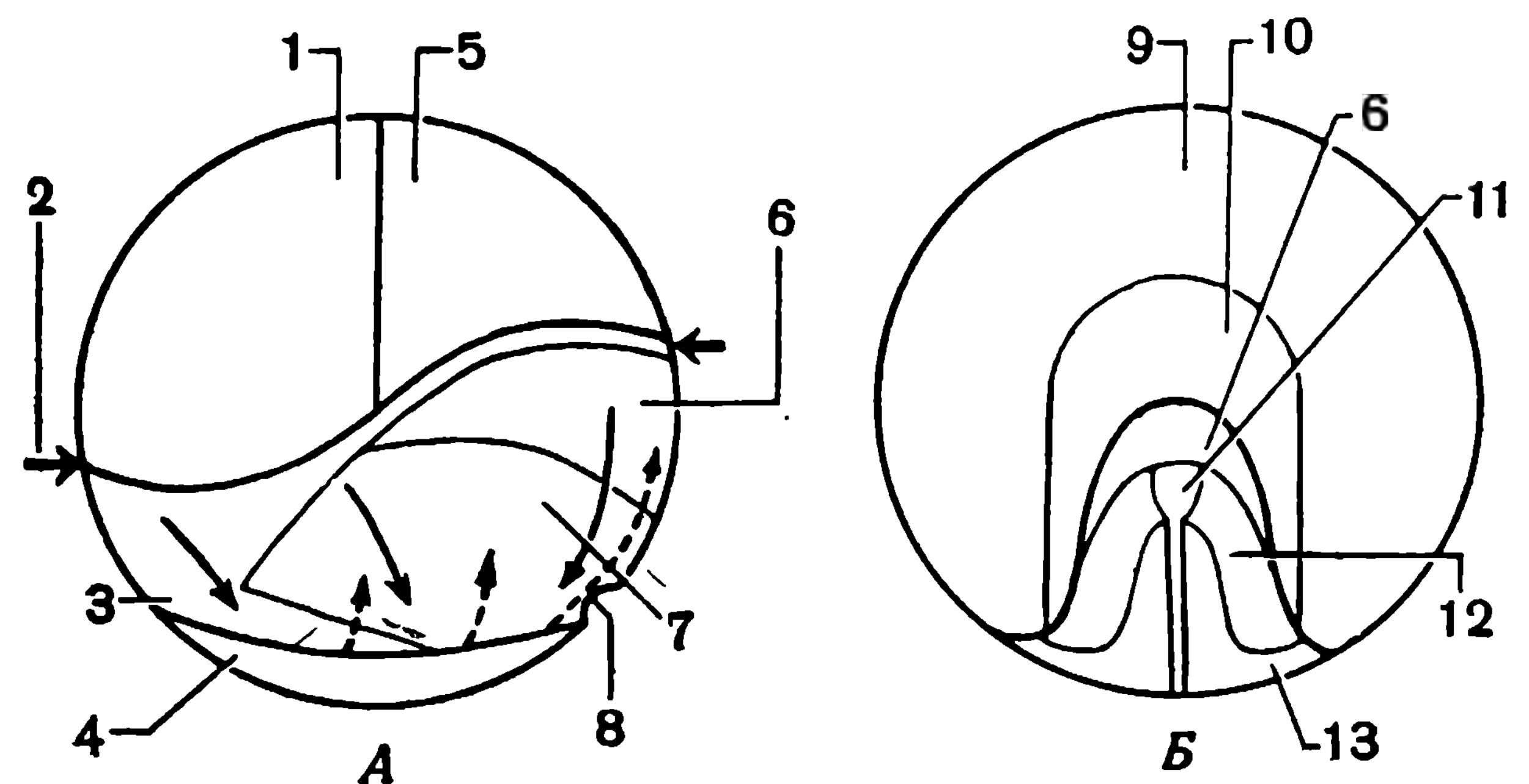


Рис. 582. «Карты» эмбриона.

А. Схема гастролы лягушки (вид сбоку), на которой показана будущая судьба различных участков. Сплошными стрелками указано направление перемещения клеток на поверхности эмбриона, а пунктирными стрелками — внутри него. Б. Схема куриного эмбриона (вид сверху) на стадии первичной полоски; показаны участки, из которых в дальнейшем образуются различные структуры. 1 — эпидермис; 2 — граница инвагинации; 3 — мезодерма; 4 — энтодерма; 5 — нервная пластинка; 6 — хорда; 7 — сомиты; 8 — дорзальная губа бластопора; 9 — эктодерма; 10 — будущая нервная система; 11 — мезодерма головы; 12 — мезодерма сомитов; 13 — боковая мезодерма.

ные потенции, еще не реализованные в виде определенных морфологических структур. Если яйцо иглокожего или хордового на стадии двух или четырех бластомеров разделить на отдельные клетки, из каждой клетки может образоваться полный эмбрион со всеми его обычными частями, но меньшей величины. Однако если разделить зародыш кольчатого червя или моллюска на стадии двух бластомеров, то ни одна из двух клеток не развивается в полного эмбриона. Из каждой клетки образуются лишь те структуры, которые она дает в нормальных условиях, т. е. развивается половина эмбриона или какая-либо часть его. Такая локализация потенций возникает в конце концов при развитии всех яиц; просто у одних видов она появляется раньше, чем у других.

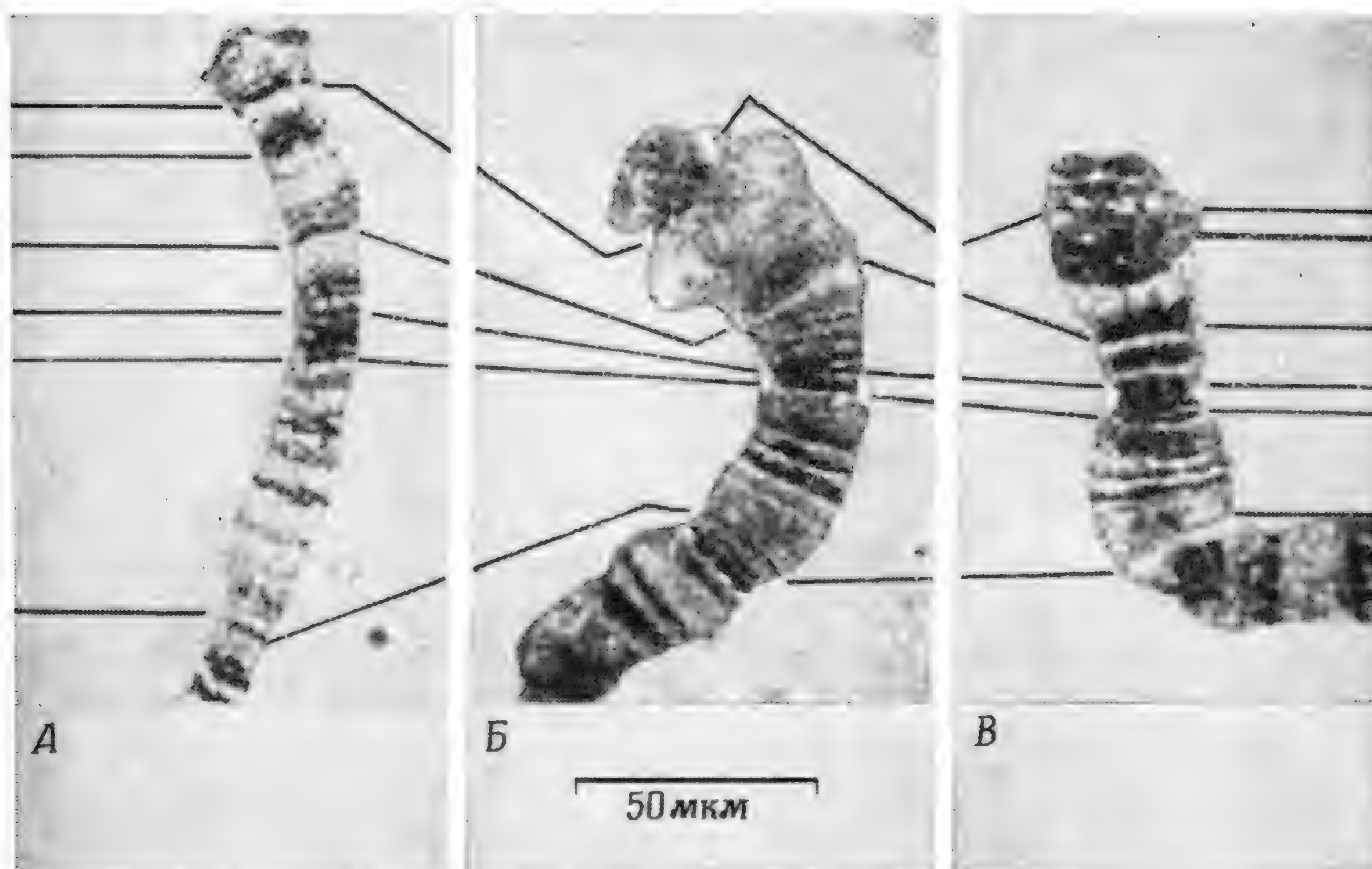


Рис. 583. Изменение политенной хромосомы в слюнной железе личинки *Chironomus tentans* при образовании «пуффа».

А. До образования пуффа. Б. Стадия пуффа. В. После образования пуффа. Линии соединяют соответственные полосы (диски) на трех микрофотографиях. В результате гистохимических и радиоавтографических исследований установлено, что материал, образующий «пуффы», состоит главным образом из рибонуклеиновой кислоты.

Еще до появления видимой структурной дифференцировки существует какая-то химическая или физиологическая дифференцировка, но главный вопрос — каким образом возникают эти химические различия — остается нерешенным. В результате ряда экспериментов удалось составить «карты» распределения потенций в эмбрионах лягушки, цыпленка и других животных (рис. 582).

Клеточную дифференцировку можно было бы объяснить, если бы генетический материал распределялся при митозе неравномерно и дочерние клетки получали неодинаковую генетическую информацию. Хотя у животных и известны отдельные случаи неравнонаследственного деления ядра (например, у *Ascaris* и *Sciara*), это нельзя рассматривать как универсальный механизм дифференцировки. Процессы развития, как правило, не сопровождаются ни утратой генов, ни появлением лишних генов в клетках. Здесь полностью сохраняет силу обобщение, согласно которому митоз обеспечивает равное распределение генов между всеми клетками организма. Следовательно, различия в составе ферментов и иных белков в разных клетках одного и того же организма должны быть обусловлены различиями в активности одних и тех же генов в разных клетках. Как показали

эксперименты (разд. 353), даже ядро, взятое из дифференцированной клетки на поздней стадии эмбрионального развития, при пересадке его в яйцо, из которого предварительно удалили ядро, способно обеспечить развитие нормального эмбриона; таким образом, оно полностью сохранило всю исходную генетическую информацию.

Очень интересные данные о различиях в активности генов получены при цитологическом исследовании хромосом у насекомых. В некоторых тканях насекомых хромосомы многократно удваиваются и дочерние нити располагаются параллельно друг другу, locus против locus, так что на всем протяжении такой гигантской хромосомы образуются характерные поперечные полосы. Если тщательно исследовать эти полосы в одной и той же ткани в разное время или же в одно время в различных тканях, то можно обнаружить определенные различия. Тот или иной участок определенной хромосомы иногда приобретает вид рыхлого «пуффа» (рис. 583). Как показали гистохимические исследования и данные радиоавтографии (в экспериментах с предшественниками, мечеными тритием), пуффы состоят из РНК. Из этого был сделан вывод, что гены в таких участках находятся в активном состоянии и что

пуффы образует информационная РНК, синтезируемая активным геном. Удалось установить корреляцию между появлением пуффов в определенных участках хромосомы и специфическими процессами в организме, например началом линьки или окукливания (разд. 288).

«Включение» или «выключение» синтеза специфических белков (дифференцировка на молекулярном уровне) может быть результатом каких-то изменений, затрагивающих генную ДНК, синтез информационной РНК на генной ДНК, присоединение информационной РНК к рибосомам во время синтеза белка или даже конечный белковый продукт. Так как набор генов в клетке многоклеточного растения или животного представлен огромным числом различных видов ДНК, возникает вопрос: почему клетка не синтезирует непрерывно все возможные информационные РНК и соответствующие белковые продукты во всем их необозримом многообразии? Чем определяется, какие именно молекулы ДНК подлежат в данный момент транскрипции в той или иной клетке?

Механизм, регулирующий транскрипцию ДНК, т. е. синтез информационных РНК, должен быть в биологическом отношении как можно более экономичным. Ясно, что клетке было бы невыгодно загружать свои рибосомы молекулами тех информационных РНК, которые не должны функционировать. Поэтому клетке лучше всего синтезировать только те информационные РНК, которые содержат код для специфических белков, необходимых в данное время.

Для непрерывного синтеза любого белка требуется непрерывный синтез соответствующей информационной РНК. Время полужизни информационных РНК варьирует в пределах от нескольких минут у некоторых микроорганизмов до 12—24 ч у человека и других млекопитающих. Хотя на каждой молекуле РНК-матрицы может синтезироваться много молекул закодированного в ней белка, молекулы РНК в конце концов расщепляются и должны заменяться новыми. Это позволяет клетке изменять набор синтезируемых белков, заменяя одни виды информационной РНК другими. Таким образом, клетка может отвечать на внешние стимулы образованием новых видов ферментов.

Индукцию синтеза ферментов под действием внешних факторов рассматривали как одну из возможных «моделей» эмбриональной дифференцировки. Бактерии, а в известной мере и животные клетки, реагируют на присутствие определенных субстратов образованием ферментов, способных расщеплять эти субстраты. Ж. Моно высказал предположение, что различ-

ные внеклеточные и внутриклеточные факторы могут индуцировать или подавлять синтез определенных ферментов и оказывать таким образом влияние на химический состав клетки, а это может вести к дифференцировке. В процессе развития зародыша градиенты, возникающие вследствие роста и размножения клеток, могут приводить к количественным или даже качественным изменениям в ферментном аппарате. В результате индукции или подавления одного фермента накапливается химический продукт, способный индуцировать синтез другого фермента, благодаря которому клетки приобретают способность к активности какого-то нового типа.

Морфогенез — явление слишком сложное, чтобы его можно было объяснить на основе какого-то одного процесса, например индукции ферментов. Синтез ферментов можно индуцировать в эмбрионе, впрыскивая ему подходящие субстраты; например, инъекция аденозина вызывала усиление синтеза аденозиндезаминазы в курином зародыше. Однако ни в одном случае не удалось индуцировать синтез такого фермента, который не содержался бы в каком-то количестве и в нормальных эмбриональных клетках. В тканях взрослого организма, например в печени, иногда отмечают заметные различия в активности ферментов, и возможно, что они обусловлены такого же рода адаптацией, какую мы наблюдаем у бактерий. Однако адаптивные изменения у бактерий носят временный, обратимый характер, тогда как дифференцировка выражается в стойких, обычно необратимых изменениях.

Возможно, что те участки ДНК, которые не подвергаются в данный момент транскрипции, связаны с гистонами или с каким-то иным белком, который делает ее недоступной для транскрибирующей системы. Гипотеза о том, что одни гены в ядре находятся в свободном состоянии и могут транскрибироваться, а другие связаны, подкрепляется разнообразными экспериментальными данными. В семенах гороха синтезируется определенный белок — глобулин, который не образуется ни в какой другой части растения. Дж. Боннер показал, что ДНК, содержащая код для синтеза этого глобулина, в клетках других тканей соединена с гистонами; только в семенах гистон отсутствует и соответствующая цепь ДНК свободна, так что на ней может синтезироваться информационная РНК, необходимая для синтеза данного белка. Чем определяется связывание и освобождение того или иного участка ДНК, пока не известно.

Некоторые биологи предполагают, что информационная РНК, синтезированная на мат-

рице ДНК, остается «замаскированной», т. е. неактивной в качестве матрицы для синтеза белков, пока не будет активирована в результате какого-то особого процесса. Вероятнее всего, такая регуляция происходит на ранней стадии эмбрионального развития. Возможно, что РНК, синтезированная в овоците и несущая информацию материнского генома, остается в «замаскированном», неактивном состоянии до оплодотворения, которое активирует ее, т. е. делает доступной для трансляции.

Изучение синтеза РНК в ядре показало, что значительная часть всей синтезируемой РНК (возможно, 80%) разрушается, не выходя из ядра; лишь около 20% ядерной РНК идентично РНК, находящейся в цитоплазме. Некоторые исследователи предполагают, что эта «гетерогенная» РНК каким-то образом регулирует действие генов. В клетках многоклеточных организмов, по-видимому, гораздо больше ДНК, чем это необходимо для матричного синтеза информационной РНК, которая в свою очередь служит матрицей для синтеза белков. Не является ли остальная ДНК частью какой-то невероятной сложной системы, управляющей активностью той ДНК, на которой действительно синтезируется информационная РНК? По мнению других исследователей, быстрое обновление ядерной РНК означает, что вся генная ДНК все время транскрибируется в РНК, но значительная часть образующейся РНК быстро разрушается, не успевая выйти из ядра. Сохраняется и переходит в цитоплазму только та РНК, которая каким-то образом стабилизирована. Согласно этой второй гипотезе, действие генов регулируется не на этапе транскрипции, а позже — между транскрипцией и трансляцией, с помощью какого-то механизма избирательной стабилизации определенных видов РНК.

Ферментный аппарат разных клеток и тканей одного и того же организма может значительно различаться как количественно, так и качественно. Например, клетки печени млекопитающих содержат глюкозо-6-фосфатазу и способны превращать гликоген и другие предшественники в свободную глюкозу, тогда как в клетках скелетных мышц этого фермента нет. Ферменты разных тканей, катализирующие одну и ту же реакцию, могут различаться по величине молекул, последовательности аминокислот и иммунологическим свойствам, а также по реакции на гормоны и другие регуляторные факторы.

Даже в одной ткани или в одной клетке может быть несколько различных молекулярных форм одного и того же фермента — это так называемые *изоферменты* (изозимы). Все эти белки

катализируют в общем одну и ту же реакцию, но имеют разные химические и физические свойства; они могут различаться по суммарному электрическому заряду, и тогда их можно разделять методом электрофореза.

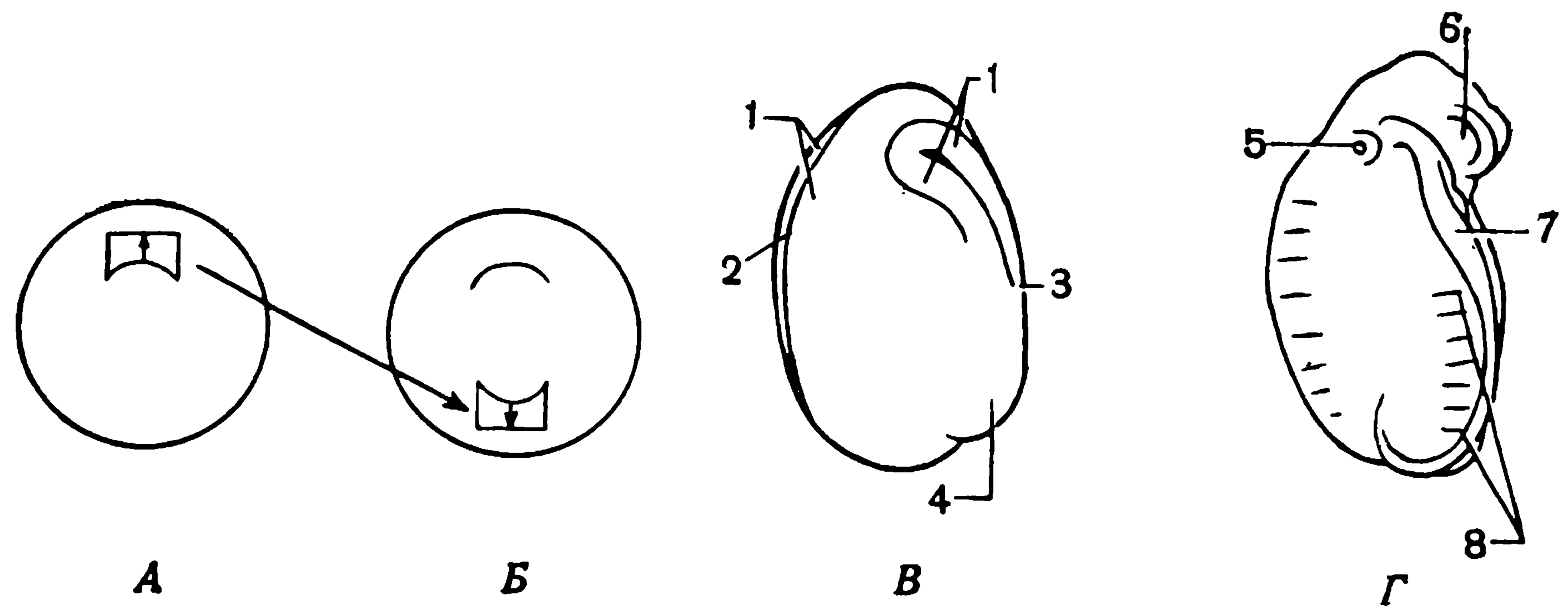
Хорошо изучены изоферменты лактатдегидрогеназы. Молекула активного фермента, видимо, образуется путем соединения четырех субъединиц, принадлежащих к двум типам — А и В. Они представляют собой полипептидные цепи с определенной, генетически обусловленной последовательностью аминокислот. Молекула в целом построена аналогично молекуле гемоглобина, которая состоит из двух α - и двух β -цепей; однако в молекуле лактатдегидрогеназы возможны любые комбинации субъединиц А и В: A_4 , A_3B , A_2B_2 , AB_3 и B_4 , в результате чего и получаются те 5 изоферментов лактатдегидрогеназы, которые обычно выявляются, если подвергнуть выделенный из ткани фермент электрофорезу.

По-видимому, за синтез лактатдегидрогеназы ответственны два гена, по одному за каждый тип субъединиц. Для разных тканей характерны определенные количественные соотношения между различными субъединицами, что, вероятно, отражает различия в относительной активности двух генов; чем регулируется их активность, неизвестно. Очень интересен следующий факт, еще не получивший объяснения: в грудной мышце куриного эмбриона лактатдегидрогеназа на протяжении развития изменяется, проходя ряд стадий от чистого типа B_4 через промежуточные формы до чистого типа A_4 , характерного для взрослой курицы.

Когда кусочек верхней губы бластопора из гастролы лягушки пересаживают под эктодерму другой гастролы, ткань приживается на месте пересадки и вызывает в этом месте развитие второго головного и спинного мозга и других зачатков, так что получается двойной эмбрион, напоминающий тесно соединенных сиамских близнецов (рис. 584). Многие ткани обнаруживают такую же способность «организовывать» развитие прилежащих участков. Глазной бокал (зачаток глаза) вызывает развитие хрусталика из лежащей над ним эктодермы, даже если пересадить его в область будущего живота, где в нормальных условиях те же клетки образовали бы эпидермис. Такие эксперименты показывают, что морфогенез представляет собой координированную последовательность химических стимулов и реакций, в которой каждый этап определяет наступление следующего. Часть эмбриона, обладающую подобной стимулирующей способностью, а также выделяемое ею вещество, переходящее в соседнюю ткань

Рис. 584. Индуцированное развитие второго зародыша лягушки при имплантации верхней губы бластопора от зародыша А в брюшную область зародыша В; зародыш В развивается затем через стадию В до двойного зародыша Г.

1 — нервные складки; 2 — первичный зародыш; 3 — вторичный зародыш; 4 — хвостовой конец; 5 — слуховой пузырек; 6 — глазной бокал; 7 — нервная трубка; 8 — сомиты второго зародыша.



и направляющее ее развитие, называют *организатором*.

Прежде считали, что организаторы могут оказывать специфическое стимулирующее действие только при непосредственном контакте с клетками, способными реагировать на это воздействие, но имеются данные, позволяющие думать, что оно может осуществляться в результате диффузии веществ, без прямого соприкосновения двух тканей. Выращивая небольшие группы клеток эктодермы, мезодермы и энтодермы лягушки в культуре ткани, удалось установить, что изолированная эктодерма никогда не дифференцируется в нервную ткань. Эктодермальные клетки, помещенные в среду, в которой в течение предшествующей недели росли клетки мезодермы, дифференцировались в хроматофоры и нервные волокна. Подобной дифференцировки не происходило, если клетки эктодермы помещали в среду, где ранее росли энтодермальные клетки. По-видимому, ткани-индукторы, например нотохорд и мезодерма, содержат и выделяют какие-то вещества, способные к диффузии, благодаря чему они могут действовать на расстоянии от места своего образования и вызывать дифференцировку эктодермы. Эти вещества, вероятно, тоже представляют собой нуклеопротеиды.

Дополнительные данные о способности морфогенетических веществ к диффузии получены в опытах Гробстайна, изучавшего дифференцировку почечных канальцев. Образование почечных канальцев из нефрогенной мезенхимы в нормальных условиях индуцируется кончиком мочеточника (разд. 359). Если эти два зачатка разделить путем обработки трипсином и выращивать диссоциированные клетки в культуре ткани, то они вновь объединяются и образуют канальцы. Оказалось, что и другие ткани, в том числе вентральная часть спинного мозга, могут служить эффективными индукторами по-

чечных канальцев. Затем Гробстайн провел эксперимент, в котором ткани-индукторы и реагирующие на них ткани были разделены целлофановыми фильтрами различной толщины и пористости. Было обнаружено, что индуцирующее вещество способно проходить через пленку толщиной до 60 мкм с порами 0,4 мкм в диаметре (рис. 585). Электронные микрофотографии показали, что индукция происходит даже при отсутствии контакта между клетками, т. е. индуктор способен к диффузии. По-видимому, он представляет собой макромолекулярное вещество и по крайней мере частично состоит из белка, так как инактивируется трипсином.

Другие эксперименты Гробстайна также показали, что в процессе дифференцировки могут играть роль не только ядерные, но и внешние по отношению к клетке факторы. Например, эпителий зачатка поджелудочной железы мыши в культуре *in vitro* способен продолжать дифференцировку только в присутствии клеток мезенхимы. Для этого годится мезенхима не только из поджелудочной железы мыши, но и из многих других источников, даже от куриного эмбриона. Мезенхиму можно заменить и соком из куриного эмбриона; активным фактором здесь, видимо, является белок, так как он инактивируется трипсином, но не разрушается под действием рибонуклеазы или дезоксирибонуклеазы. Этот фактор можно осадить путем высокоскоростного центрифугирования, так что он, очевидно, представляет собой крупную белковую молекулу. Активный фактор оказывает лишь слабое влияние на дифференцировку эпителия слюнной железы и неспособен вызывать образование почечных канальцев или хряща из соответствующих мезенхимных элементов.

Эксперименты Гробстайна показывают, что существует целый ряд белковых факторов,

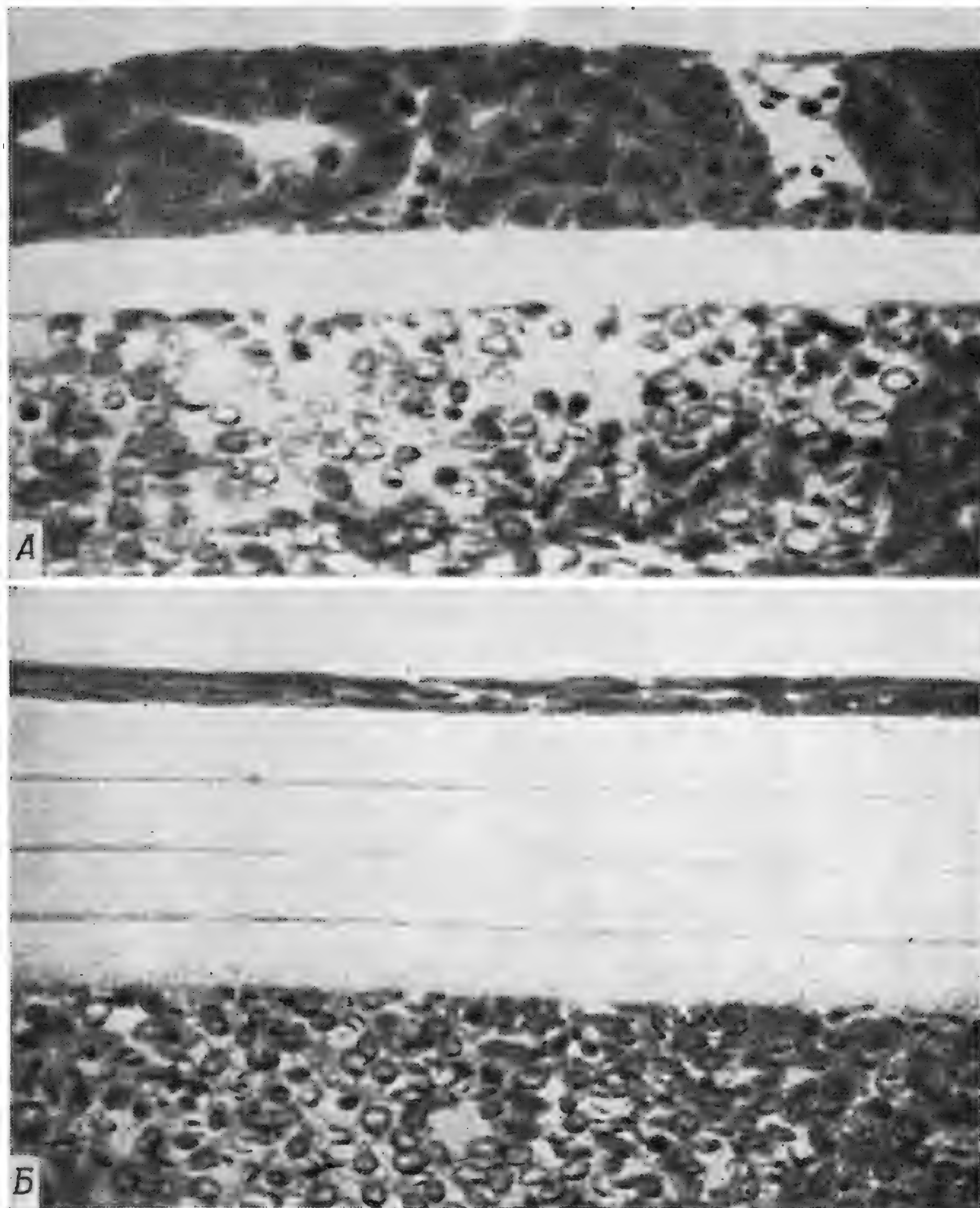


Рис. 585. Индукция дифференцировки почечных канальцев через мембранные фильтры из этерифицированной целлюлозы.

Под фильтрами находится индуктор — ткань спинного мозга, а над фильтрами — реагирующая на индуктор нефрогенная мезенхима. А. Успешная индукция, осуществленная через один слой фильтра (толщиной 20 мкм). Б. Четыре слоя фильтра предотвращают индукцию.

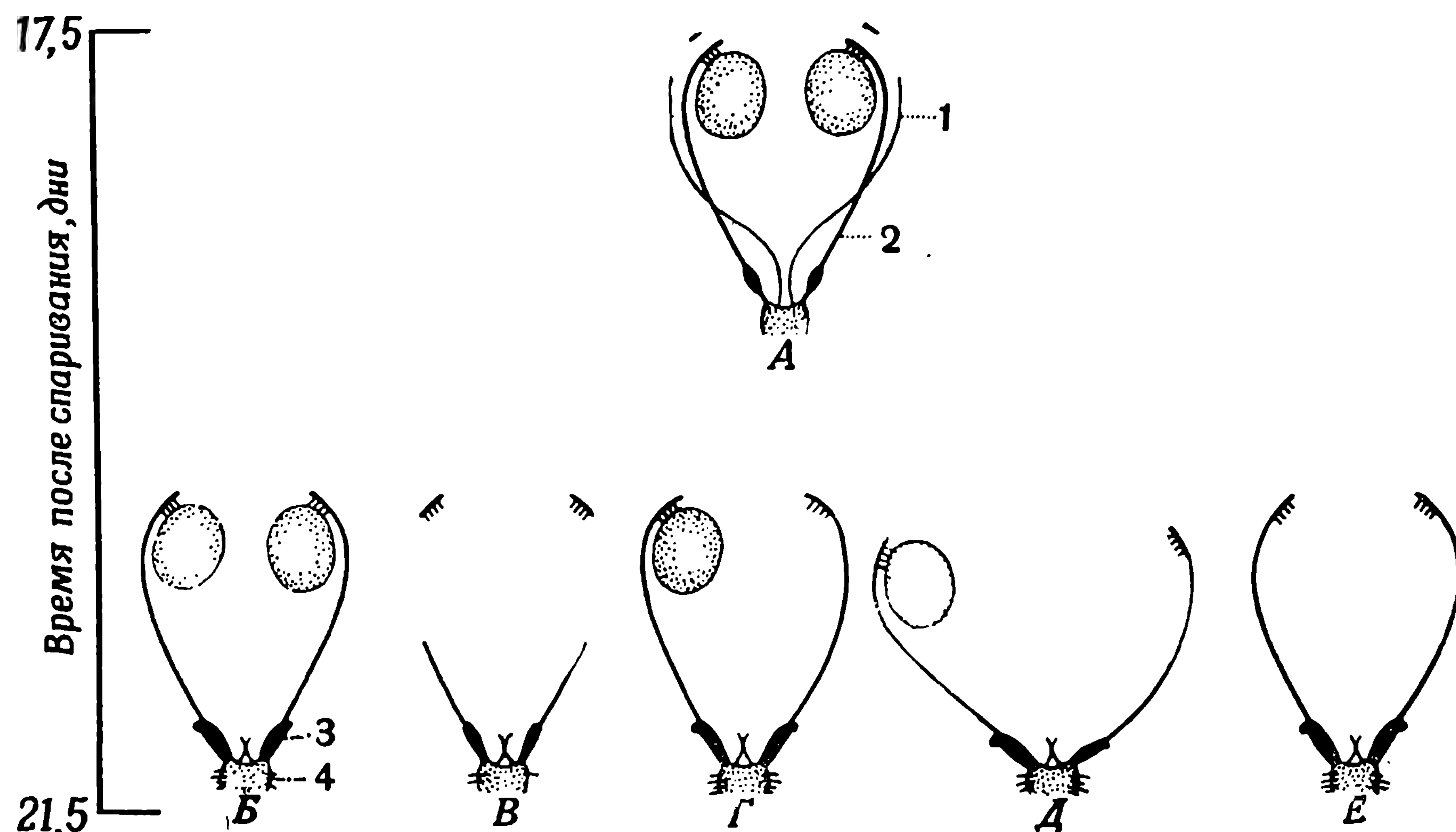
каждый из которых обладает более или менее специфичным действием на дифференцировку тех или иных клеток.

Имеются данные, указывающие на возможную морфогенетическую роль стероидов. Развитие изолированного мужского полового тракта плода крысы в культуре ткани протекало нормально, если зачаток был выделен вместе с семенниками и последние оставались в нормальном пространственном отношении к половым путям. Удаление обоих семенников тормозило развитие полового тракта и дифференцировку его придаточных органов — семявыносящего канала, семенных пузырьков и предстательной железы. Однако, если взамен удаленных семенников на их место имплантировали таблетки тестостерона, развитие шло нормально (рис. 586).

Путем кратковременной обработки тканей трипсином можно получать суспензии обособленных нормальных клеток. Если такую суспензию поместить в среду для культивирования тканей, клетки могут вновь образовать скопления и продолжать дифференцировку в прежнем направлении. При этом они объединяются не хаотически, а в определенном порядке, образуя хорошо различимые морфогенетические единицы. По-видимому, клетки обладают специфическим сродством; так, эктодермальные клетки, соединяясь друг с другом, образуют клеточный слой, разобщенные клетки почек — почечные канальцы и т. п. Выяснение того, как одна клетка «узнает» другую и присоединяется к ней таким образом, что в конце концов получается трубочка, пластинка или иная структура, — поистине увлекательная проблема.

Рис. 586. Развитие *in vitro* мужской половой системы, взятой от 17-дневного зародыша крысы.

А. В возрасте 17 дней, т. е. к моменту эксплантации. Б — Д. После 4 дней культивирования, т. е. в возрасте 21 дня. Б. Сохранены оба семенника; развились семенные пузырьки и предстательные железы. В. Семенники удалены; вольфовы каналы регрессировали, семенные пузырьки не образовались и возникло лишь несколько зачатков, из которых развиваются предстательные железы. Г. При сохранении одного семенника развитие протекало нормально. Д. При сохранении одного семенника, отодвинутого несколько в сторону, на другой стороне наблюдалась некоторая регрессия вольфова капала, и семенной пузырек был здесь недоразвит или отсутствовал. Е. Без семенников, но в присутствии микротаблеток тестостерона происходило нормальное развитие вольфовых каналов, семенных пузырьков и зачатков предстательной железы. 1 — мюллеров канал; 2 — вольфов канал; 3 — семенной пузырек; 4 — предстательная железа.



Разобщенные клетки, выращиваемые в культуре ткани, можно подвергнуть различным обработкам с целью выявить факторы, воздействующие на их дифференцировку. Разобщенные эпидермальные клетки, выращиваемые на обычной культуральной среде, вновь объединяются и дифференцируются в многослойный плоский эпителий. Но если к среде добавить витамин А или обработать этим витамином разобщенные клетки в течение всего лишь 15 мин, то клетки воссоединяются и дифференцируются в цилиндрический эпителий, содержащий бокаловидные клетки, секретирующие слизь. Таким образом, в этих условиях витамин А обладает сильным морфогенетическим действием.

При росте *in vivo* различные эмбриональные ткани обладают неодинаковой чувствительностью к разным питательным веществам, ингибиторам обмена и антиметаболитам. Воздействие любого из этих факторов на определенной критической стадии развития способно изменить ход развития и дифференцировки и даже имитировать фенотип, определяемый мутантным геном, т. е. вызвать появление так называемой *фенокопии*.

Очень четкое доказательство того, что одни и те же гены, действуя в неодинаковых условиях, вызывают различный эффект, было получено в экспериментах с тремя расами лягушек, обитающими во Флориде, Пенсильвании и Вермонте. Скорость развития у каждой из этих рас обычно приспособлена к нормальной продолжительности весенне-летнего сезона в соответствующем районе. Южные лягушки развиваются медленно, а северные — быстрее. Поэ-

тому при выращивании северных лягушек на юге развитие их оказалось чрезмерно ускоренным, а при выращивании южных лягушек на севере — чрезмерно замедленным.

Оплодотворяя икру лягушек одной расы спермой другой расы и удаляя ядро яйцеклетки до его слияния с ядром сперматозоида, оказалось возможным заставить «северные» гены действовать в «южной» цитоплазме и наоборот. Это привело к некоординированному развитию: голова животного росла быстрее задней части тела и вырастала до непропорционально большой величины; при введении «южных» генов в «северную» цитоплазму координация развития опять нарушилась, но в развитии отставала теперь уже не задняя часть тела, а голова, которая была непропорционально мала. Гены пенсильванской расы в цитоплазме флоридской расы действовали как «северные», а в цитоплазме вермонтской расы — как «южные». Таким образом, в точности одинаковый набор вызывал противоположный морфологический эффект, действуя в разной цитоплазматической среде.

В клеточной дифференцировке определенную роль может играть активация различных генов в разных тканях, а также механизмы, активные на уровне рибосом, или же факторы, действующие на клеточной поверхности, где происходит регуляция переноса веществ в клетку и из клетки.

Возможно, что дифференцировка контролируется, по крайней мере отчасти, влияниями, исходящими из окружающей клетку среды, — «организаторами» из соседних клеток (на ранних стадиях дифференцировки), мезенхимными

белками, исследованными Гробстайном, или гормонами, поступающими из отдаленных клеток. Такие системные влияния участвуют в интеграции процессов дифференцировки отдельных клеток, объединяя их в более обширные программы дифференцировки тканей и организма в целом. Следует ожидать, что в конце концов удастся заполнить разрыв между данными о развитии на уровне целого организма и исследованиями на молекулярном уровне, и тогда можно будет проследить в деталях всю цепь событий от первичного действия гена до его окончательного проявления в фенотипе.

В то время как процессы оплодотворения, дробления, гаструляции, морфогенеза и органогенеза описаны весьма подробно, в выяснении

молекулярных механизмов, лежащих в основе этих процессов, сделаны лишь первые шаги. Здесь открыто обширное поле для будущих исследований.

368. РЕГЕНЕРАЦИЯ

Все животные обладают большей или меньшей способностью к заживлению ран, а иногда и к восстановлению утраченных органов или придатков тела. Такое восстановление связано с возобновлением морфогенетических процессов, прекратившихся после завершения развития. Высокая способность к регенерации свойственна гидрам, планариям и дождевым червям. Если, например, планарию разрезать

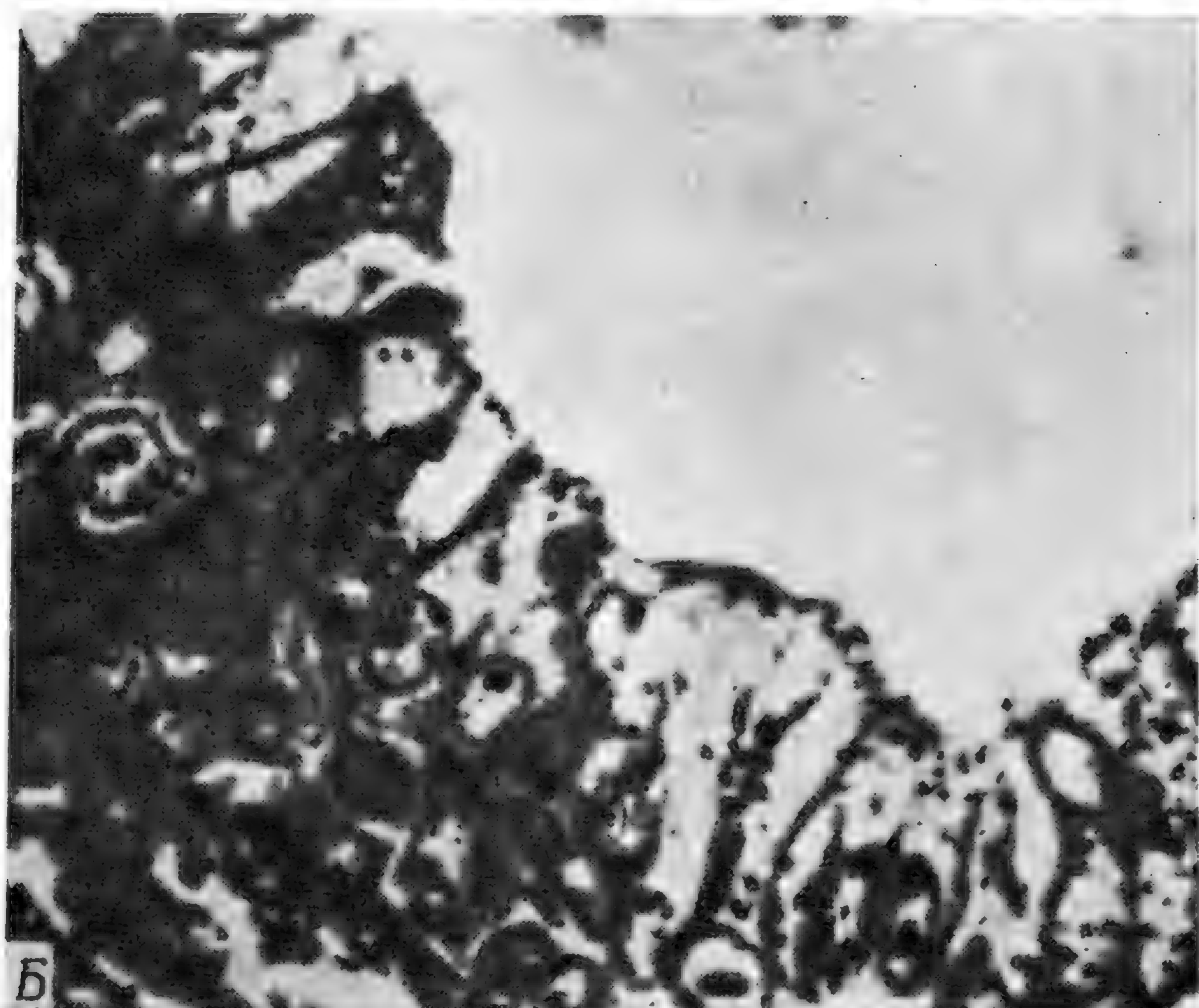
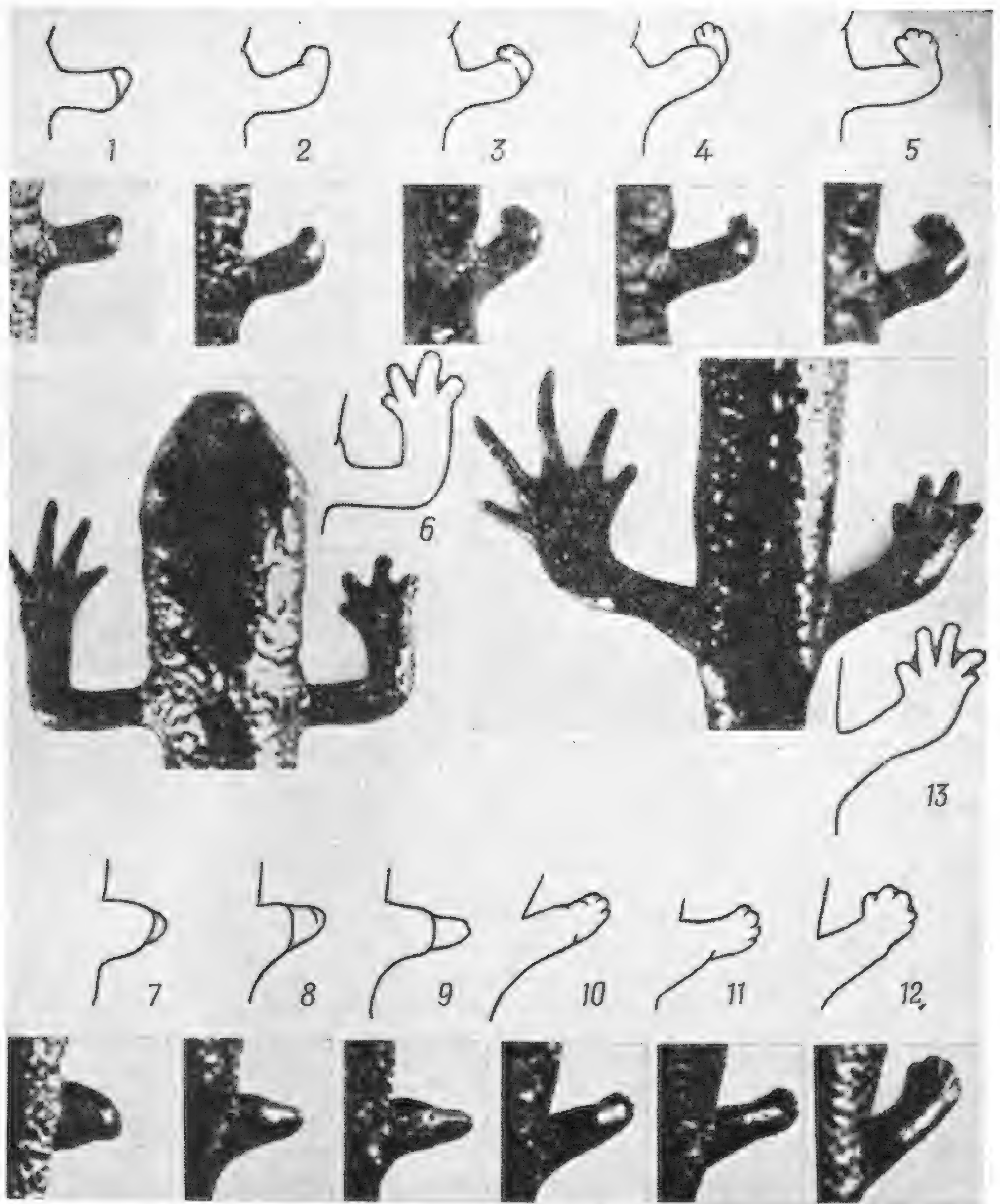


Рис. 587. Влияние кратковременной обработки витамином А на дифференцировку диссоциированных и воссоединенных клеток эпидермиса.

А. Контрольная культура, дифференцирующаяся в типичный многослойный плоский эпителий. Б. Обработанная культура, дающая цилиндрический эпителий с бокаловидными клетками.

Рис. 588. Последовательные стадии регенерации передней (1—6) и задней (7—13) конечностей после их ампутации у саламандры.



надвое, то каждая половинка регенерирует недостающие части и образуются две планарии. У дождевых червей, перерезанных пополам, также восстанавливаются недостающие концы. У иглокожих (например, у морских звезд) легко регенерируют утраченные лучи, а у ракообразных (крабов, омаров и т. п.) — конечности. Среди позвоночных высокой способностью к регенерации отличаются саламандры и тритоны, у которых может восстанавливаться целая конечность. Многие ящерицы способны регенерировать хвост; некоторые из них в случае опасности могут даже сами отбра-

сывать почти весь хвост, который отвлекает внимание хищника, а ящерица в это время скрывается и затем отращивает себе новый хвост. Регенерировавший хвост у ящерицы отличается от первоначального формой позвонков и типом покрывающих его чешуй. Все эти явления, особенно регенерация конечностей у саламандр и различных частей тела у планарий, интенсивно изучались с целью выяснения механизмов регенерации и заживления ран; можно было также ожидать, что изучение регенерации прольет свет на природу нормальной дифференцировки.

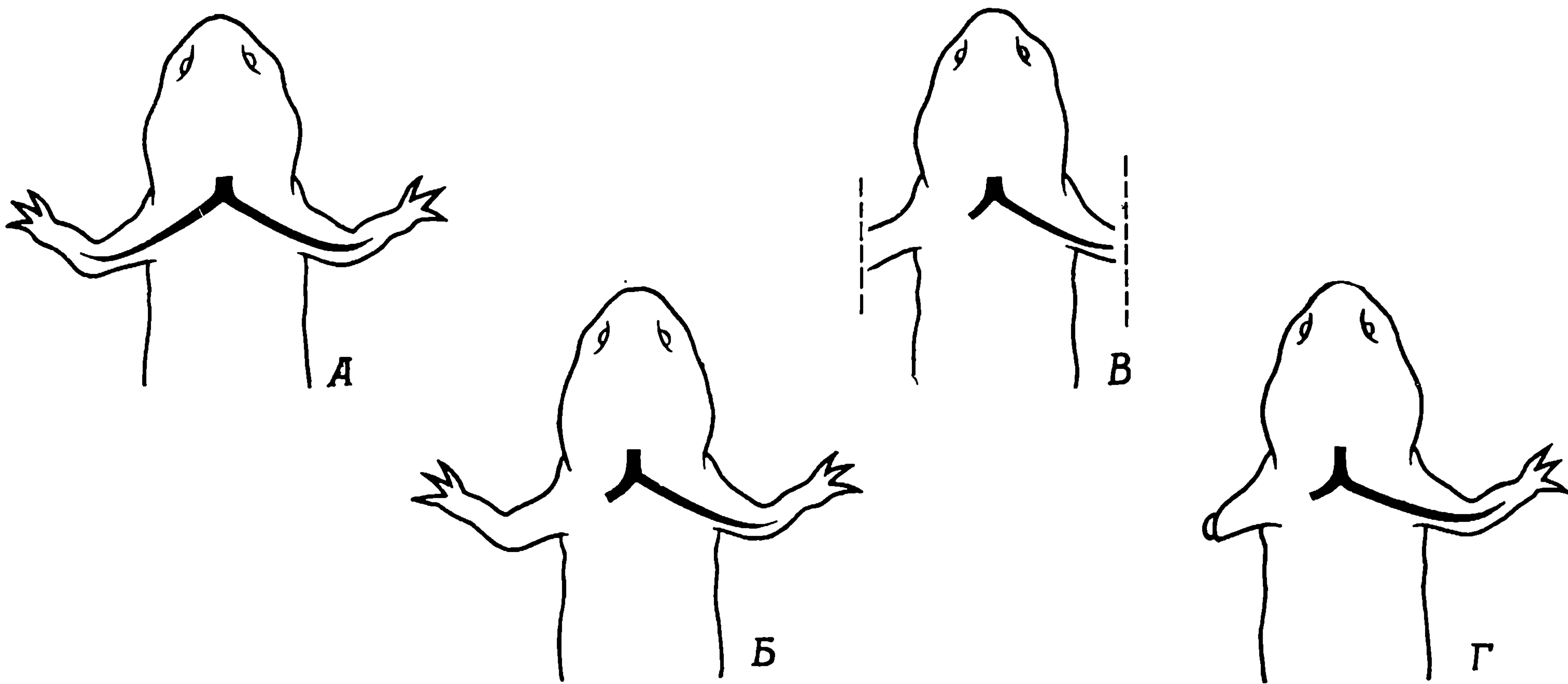


Рис. 589. Схема, иллюстрирующая роль нервов в регенерации удаленных конечностей у саламандры.

А. Интактное животное. Б. Одна из передних конечностей денервирована. В. Обе передние конечности ампутированы чуть выше локтевого сустава. Г. Регенерирует только та конечность, у которой был сохранен нерв.

Как взрослые саламандры, так и их личинки обладают поразительной способностью к регенерации конечностей. После ампутации конечности окружающие ткани затягивают рану и под кожей скапливается масса клеток, образующих так называемую *бластему*. Бластема быстро растет в результате активной пролиферации клеток. Вначале она имеет коническую форму, а затем кончик ее уплощается в дорзо-вентральном направлении (рис. 588). Появляются зачатки пальцев, а массы клеток внутри бластемы распределяются соответствующим образом и дают зачатки костей и мышц. За органогенезом следует гистологическая дифференцировка; при этом вся регенерирующая конечность продолжает расти, пока не достигнет нормальных размеров. Новая конечность способна двигаться и в конце концов становится неотличимой от обычной конечности. Это прекращение роста после достижения нормальной величины столь же поразительно, как и возобновление роста после утраты конечности, и также пока не получило объяснения.

Для нормального процесса регенерации необходимо сохранение иннервации. Если при удалении конечности разрушить идущий к ней нерв, бластема у саламандры перестает расти и развитие регенерирующей конечности прекращается (рис. 589). Но если дифференцировка уже началась, нерв можно перерезать без ущерба для дальнейшей регенерации. Сохранение

иннервации необходимо для начала регенеративного процесса, но не для его завершения. Если идущий к ноге нерв перерезать и конец его проксимального участка подвести к разрезу, сделанному в коже недалеко от конечности, то при заживлении ранки образуется бластема. В этом случае нерв вызовет развитие зачатка или даже полной конечности в том месте, где она в нормальных условиях не образуется. По-видимому, стимулом для регенерации служат не обычные импульсы, поступающие по нерву, а, быть может, какой-то продукт нейро-секреции, способствующий росту.

Регенерацию можно подавить, облучив бластему рентгеновскими лучами в дозе около 7000 Р. Облученная бластема претерпевает обратное развитие, заполняется соединительнотканными клетками и может полностью рассосаться. Если такую же дозу облучения получит нормальная конечность взрослого тритона, то никакого видимого действия она не вызовет: не изменится ни внешний вид конечности, ни ее функция; но если когда-либо в дальнейшем, даже спустя несколько месяцев, облученную конечность ампутировать, то регенерации не последует. Рентгеновские лучи оказывают аналогичное тормозящее действие на все другие системы, способные к регенерации, которые были испытаны; очевидно, они вызывают существенное изменение какого-то важного свойства клеток.

БИОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

ГЛАВА XXVII

ЭКОЛОГИЯ

Если бы на Землю попал биолог с другой планеты, то прежде всего он отметил бы здесь огромное разнообразие форм жизни — свыше миллиона различных видов. Затем он обратил бы внимание на то, что разные виды обитают в разных местах, но иногда в одном и том же месте живет одновременно несколько разных видов. Он мог бы также заметить, что на нашей планете почти нет участков, где жизнь отсутствует, — живых организмов нельзя встретить только в кратерах действующих вулканов, на свежих лавовых потоках, в Мертвом море и на дне Черного моря. Жизнь очень скудно представлена у полюсов, а по мере приближения к экватору увеличивается как многообразие форм, так и численность каждой из них. Ни один вид не существует в одиночку. Наконец, можно было бы заметить, что население любого данного места различно в разное время (зимой и летом, ночью и днем, ныне и в прошлом); кроме того, численность того или иного вида никогда не остается постоянной. Все эти явления изучает *экология*, которая стремится понять их и дать возможность предсказывать будущие изменения. Прикладная экология занимается вопросами регулирования природных условий и численности различных организмов.

Поскольку все факторы, имеющие отношение к перечисленным явлениям, тесно связаны между собой, трудно назвать какой-то единый исходный пункт, с которого всегда следовало бы начинать экологическое исследование. Климатические и почвенные факторы оказывают влияние на распространение растений и численность их популяций, а растительность вместе с климатическими и почвенными факторами влияет на численность и распространение животных, которые в свою очередь могут оказывать влияние на растительность. Мы начнем наш очерк с рассмотрения тех условий, в которых находятся живые организмы на Земле.

369. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ

Земля — чрезвычайно неоднородная планета, условия на ней сильно варьируют в зависимости от места и времени. Почти всю энергию Земля получает от Солнца, и эта энергия распределяется по поверхности земного шара неравномерно. Количество солнечных лучей, падающих на единицу площади (*инсоляция*), зависит от длины их пути через атмосферу, от угла падения солнечных лучей на земную поверхность, от расстояния между Солнцем и Землей, которое изменяется на протяжении года

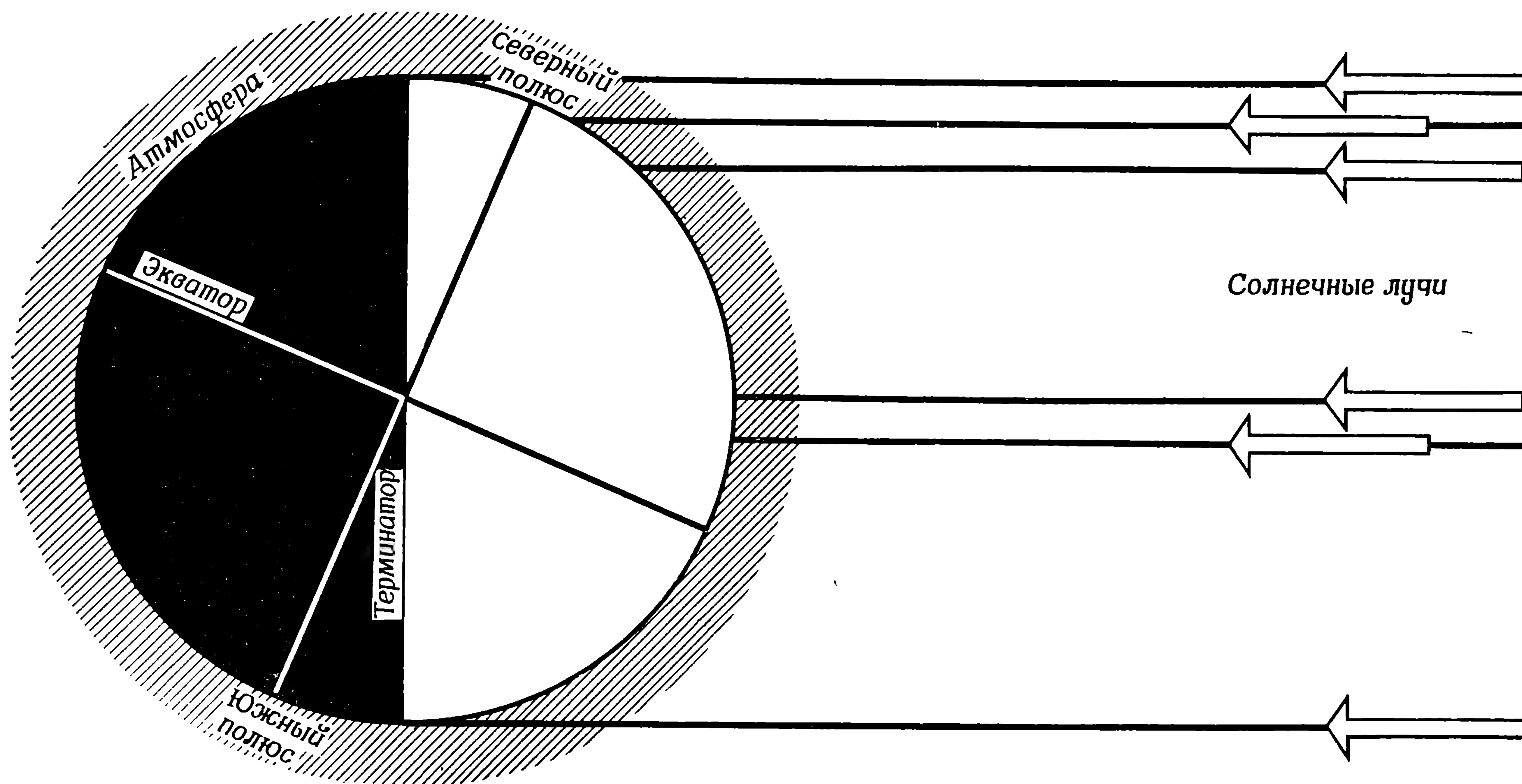


Рис. 590. Освещенное (дневное) и неосвещенное (ночное) полушария Земли во время летнего солнцестояния.

Показаны углы падения солнечных лучей в разных широтах и соответственные различия в площади, по которой распределяется пучок света, и в толщине слоя атмосферы, через который он проходит.

вследствие эллиптичности земной орбиты, от количества водяных паров и пыли в атмосфере и, наконец, от длины дня. Так как на высоких широтах угол падения солнечных лучей меньше, они проходят здесь через более толстый слой атмосферы и распределяются на большей площади земной поверхности (рис. 590); поэтому полярные области получают меньше лучистой энергии, чем экваториальные, даже летом, когда длина дня уменьшается по мере приближения к экватору.

Основные различия в инсоляции обусловлены движением Земли относительно Солнца (рис. 591). Земля совершает полный оборот вокруг Солнца за $365 \frac{1}{4}$ суток. Так как земная ось наклонена к плоскости орбиты под углом $23,5^\circ$, распределение энергии на протяжении года изменяется. Два раза в году — во время *весеннего равноденствия* (21 марта) и *осеннего равноденствия* (23 сентября) — Солнце на экваторе находится в полдень в зените и освещенная солнечными лучами область простирается от Северного полюса до Южного полюса. После 21 марта Северный полюс как бы поворачивается к Солнцу; это продолжается до 21 июня (день *летнего солнцестояния*), а затем начинается движение в обратную сторону, продолжающееся до 22 декабря (день *зимнего*

солнцестояния). Когда Северный полюс земной оси отклоняется от Солнца, в Северном полушарии наступает зима, дни становятся короче и температура падает. В Южном полушарии наблюдается прямо противоположная картина. Чем дальше от экватора, тем сильнее выражены эти сезонные изменения.

Вращение Земли вокруг собственной оси с периодом 24 ч обуславливает смену дня и ночи и связанные с этим изменения в энергетическом балансе. Однако колебания температуры запаздывают по отношению к колебаниям инсоляции: дневной максимум обычно наступает в середине второй половины дня, а минимум — перед восходом солнца. Еще больше запаздывают изменения температуры почвы.

Земная атмосфера создает дополнительные различия в распределении солнечной энергии. Коротковолновое излучение Солнца не поглощается ни водой, ни водяными парами; поэтому оно почти полностью проходит через атмосферу. Часть энергии поглощает земная поверхность; остальную энергию она излучает обратно в области длинных волн (тепловое излучение). Снег, водные поверхности и светлые почвы отражают значительную долю солнечных лучей, тогда как лишенные растительности участки с темными почвами поглощают их. Созданию темпе-

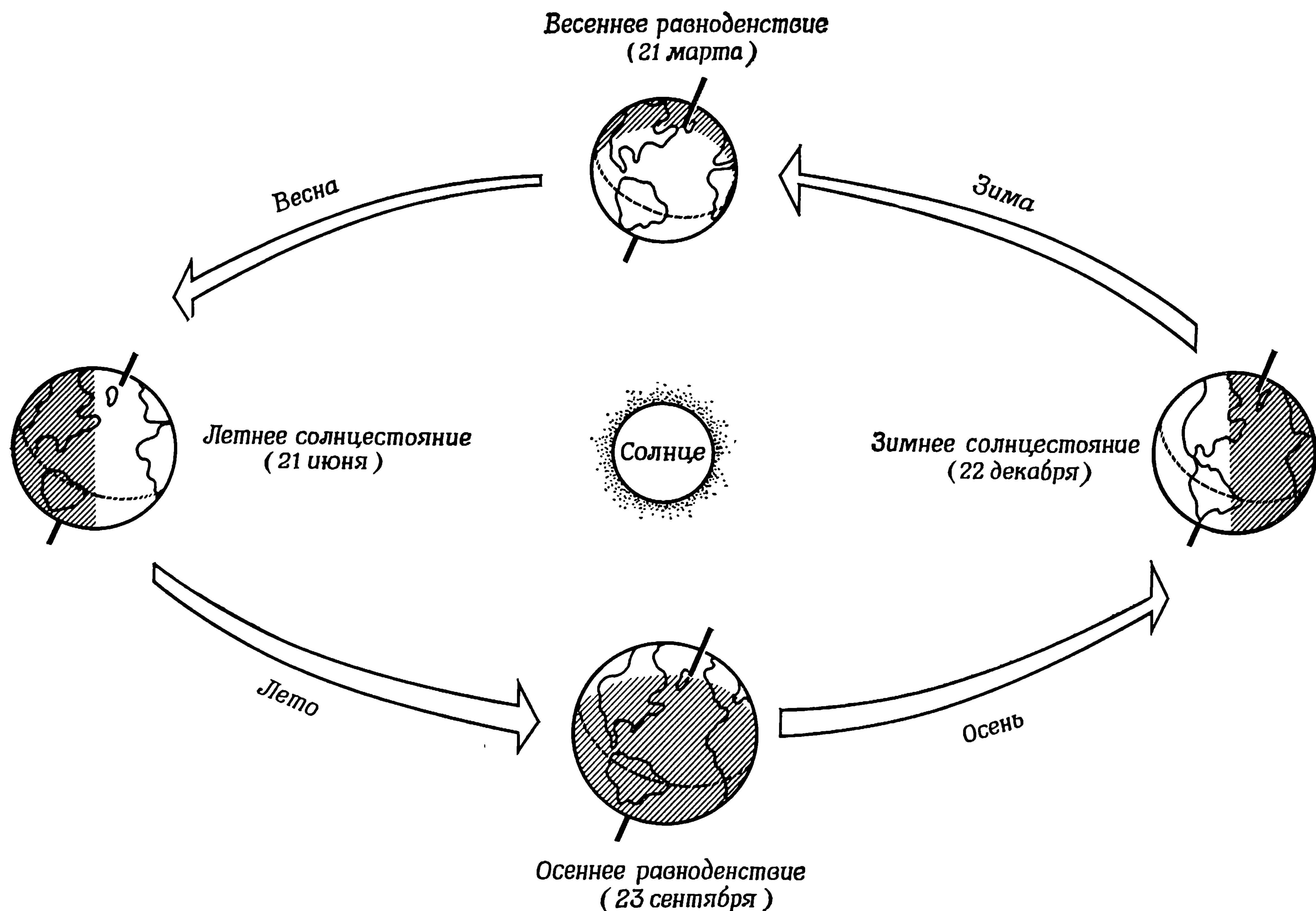


Рис. 591. Различия в освещенности Северного полушария Земли в разное время года.

Летом освещено больше половины полушария, зимой — меньше половины. На любой широте освещенная доля соответствующей параллели равна доле суток, приходящейся на период от восхода до захода солнца.

ратурных различий способствуют и изменения земной поверхности, связанные с деятельностью человека. На поглощение и отражение солнечных лучей влияют строительство дорог и зданий, распашка земель, сведение лесов и загрязнение воздуха. Океаны поглощают и отдают энергию путем излучения, теплообмена с атмосферой, испарения и конденсации воды. Вероятно, не менее 40 % тепла, поступающего в атмосферу, образуется за счет конденсации водяного пара, возникшего главным образом в результате испарения воды с поверхности океана. Влажный воздух поднимается вверх, перемещается в более высокие широты и, охлаждаясь там, отдает воду, которая выделяется в виде облаков или дождя.

Влажная атмосфера поглощает тепловое излучение земной поверхности. Часть тепла распространяется от поверхности земли вверх путем конвекции. Таким образом, атмосфера получает тепло от земли и излучает тепло обратно на землю; она служит «ловушкой для тепла»,

действуя по тому же принципу, что и теплица, только роль стеклянной крыши играют в ней облака и водяные пары.

370. КЛИМАТ

Неравномерность нагревания атмосферы снизу, от земной поверхности, оказывает влияние на климат. Различия температуры и давления в разных частях земного шара вызывают циркуляцию воздушных масс, которая служит главной причиной климатических различий на Земле. Основные перемещения воздуха связаны с обменом воздушными массами между высокими и низкими широтами. У экватора воздух теплее и поэтому легче; он поднимается вверх, а на его место приходит более тяжелый и более холодный воздух с севера и с юга. Поднявшись, экваториальный воздух охлаждается и расходится к полюсам, где опускается вниз (рис. 592). Так как Земля вращается, возникают силы Кориолиса, отклоняющие пути воз-

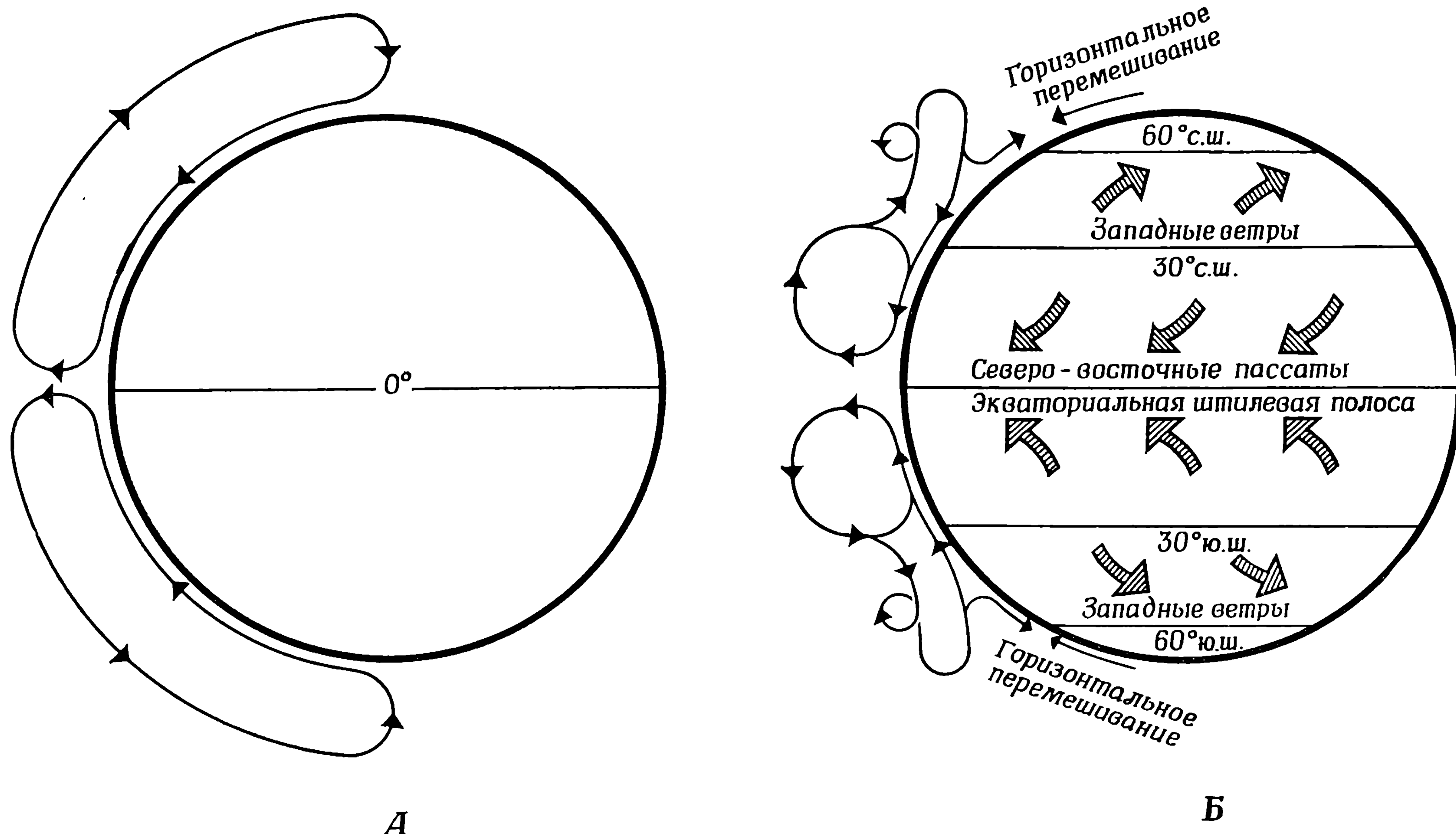


Рис. 592. Общая циркуляция земной атмосферы.

А. Циркуляция на гипотетической невращающейся Земле. Б. Картина циркуляции с учетом эффектов вращения Земли.

душных течений по часовой стрелке в Северном полушарии и в противоположном направлении — в Южном. Кроме того, поскольку эти силы у экватора равны нулю, а у полюсов достигают максимума, преобладающие направления ветров изменяются с широтой. Этим объясняется наличие экваториальной штилевой полосы, восточных пассатов и западных ветров (рис. 592). Штилевая полоса у экватора представляет собой жаркий пояс с частыми ливнями. Так называемые «конские широты» (под 30° северной и южной широты) — зоны между западными ветрами и пассатами — это штилевые полосы с очень малым количеством осадков. В зоне западных ветров лежат области изменчивой погоды с частыми бурями. Около полюсов дуют круговые ветры, которые зимой становятся чрезвычайно холодными.

Эту общую циркуляцию атмосферы усложняет ряд добавочных факторов. Например, разность температур между океанами и массивами суши, прогреваемыми летом и охлаждающимися зимой, вызывает перемещения воздушных масс с континентов на море и обратно. Возмущения в общей схеме циркуляции бывают связаны также с образованием струйных течений в атмосфере и их вариациями во времени.

Кроме того, причиной возмущений могут быть препятствия на пути воздушных потоков (горные хребты и т. п.) и неустойчивость атмосферных фронтов. Например, периодическое перемещение циклонов (областей низкого давления, где воздушные массы поднимаются вверх) и антициклонов (областей высокого давления, где воздух опускается) создает в средних широтах максимальную изменчивость погоды.

Циркуляция атмосферы обуславливает неравномерное распределение не только температуры, но и влажности. Теплый воздух, поднимаясь вверх, охлаждается; если он содержит влагу, то она конденсируется в виде облаков и может выпасть в виде осадков, так как холодный воздух удерживает в себе меньше водяных паров, чем теплый. Опускающийся воздух нагревается, и если он содержит воду в жидком состоянии, то она испаряется. Поэтому в пассатах, дующих к экватору, воздух становится теплее и поглощает влагу из океанов; на экваторе он поднимается вверх, охлаждается, и это приводит к обильным дождям в тропических районах. На пути к северу и югу системы ветров приближаются к поверхности земли и отбирают у нее влагу в области около 30° северной и южной широты; именно в этих областях

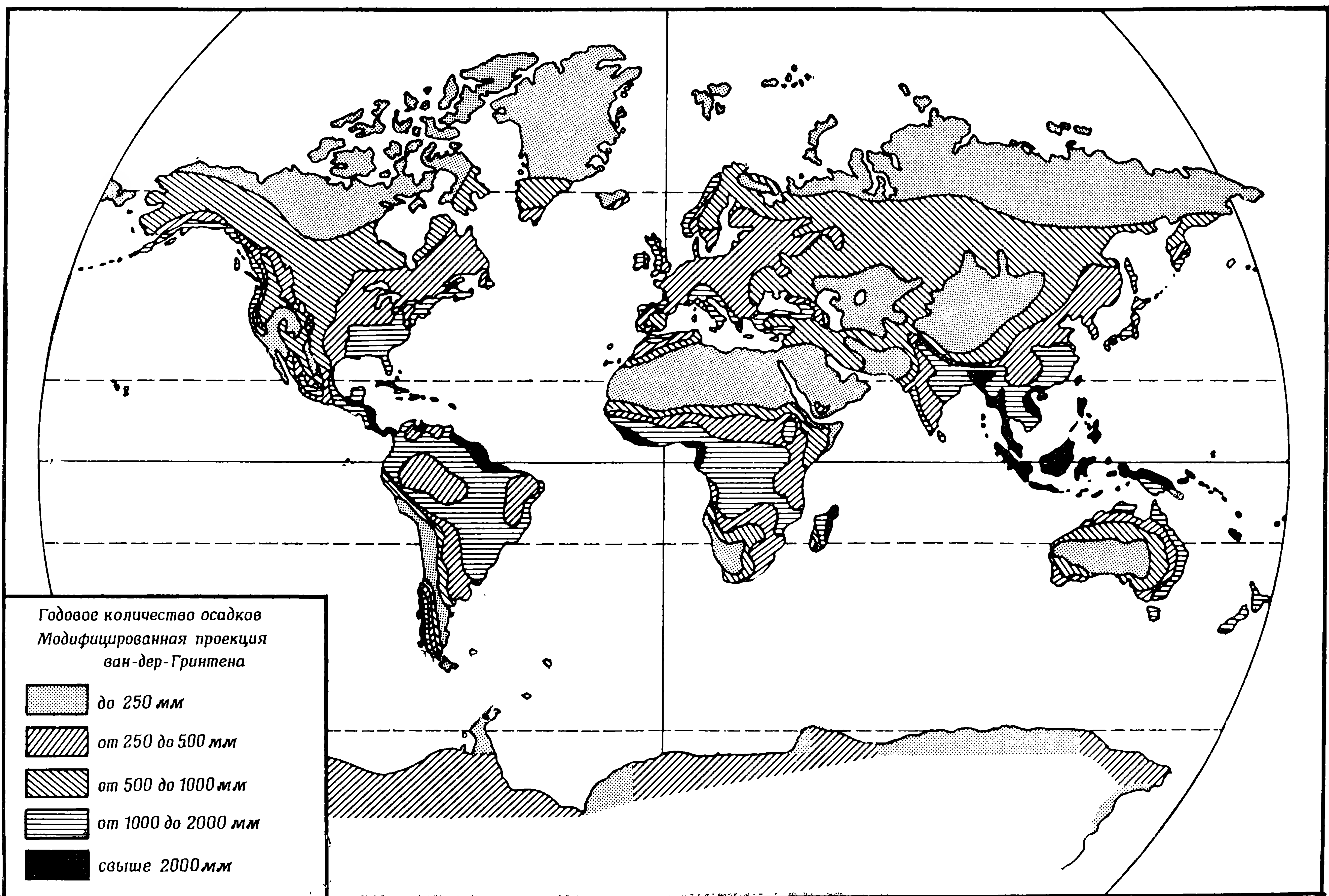


Рис. 593. Распределение атмосферных осадков на земном шаре,

своему климату. Гималаи защищают Индию от вторжения холодных воздушных масс из Тибета, обуславливают сухость климата на северной их стороне и влажность на южной. Скалистые горы в США препятствуют распространению волн холодного воздуха из Канады. Анды задерживают юго-восточные пассаты; к востоку от них климат влажный, а на побережье Тихого океана сухой.

Различают *горные климаты* (см. выше), *морские климаты* (умеренные температуры с небольшим диапазоном суточных и сезонных колебаний), *континентальные климаты* (резкие колебания температуры, низкая влажность, за исключением зимнего периода), *климаты побережий* (в которых сочетаются некоторые особенности морского и континентального климата), *климаты пустынь* (очень широкие колебания температур и малое количество осадков) и *муссонные климаты* (большая облачность и сильные дожди летом, ясная погода без осадков зимой) (рис. 595).

Во всех районах мира известны местные ветры, вызывающие регулярные, предсказуемые изменения температуры и влажности. К наиболее известным теплым ветрам относятся: фён в Альпах, чинук в области Великих равнин Северной Америки, самум в Сахаре, гарматан в западной Африке и Санта-Ана в Калифорнии. Из холодных ветров можно упомянуть мистраль в долине Роны, памперо в Аргентине и нортер в Техасе.

Итак, на климат влияют следующие факторы: *географическая широта, высота над уровнем моря, распределение суши и воды, горы* (как преграда ветрам), *морские течения, общая циркуляция атмосферы, местные ветры и циклоны*. К дополнительным факторам относятся: местный рельеф суши, характер обработки и использования земли человеком, растительный покров (его наличие и характер), цвет, влажность или сухость почвы, снежный покров. Таким образом, как мы увидим позже, климат в целом служит главным фактором, определяющим типы растительности, но растительность в свою очередь оказывает влияние на местный климат.

371. ПРОЦЕССЫ В ЗЕМНОЙ КОРЕ

Неоднородность поверхности нашей планеты обнаруживается и при изучении земной коры. Большую часть коры образуют изверженные горные породы, которые сравнительно однотипны; однако процессы *выветривания, эрозии* и *осадкообразования* обуславливают резко выраженную геохимическую дифференциацию по-

род с высвобождением некоторых химических элементов. Кремний концентрируется в виде кварцевого песка и песчаника, алюминий и некоторые другие металлы, образующие основания, — в виде глин и глинистого ила, кальций — в форме известняка; железо образует водную окись ($2\text{Fe}_2\text{O}_3 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$). Осадкообразование связано не только с механическими и физическими воздействиями атмосферы и гидросферы, но также с включением H_2O и CO_2 в осадочные минералы и выделением в гидросферу растворимых ионов, в частности натрия. В химической дифференциации участвует и биосфера. До промышленной революции фотосинтез был, вероятно, главным фактором, определявшим состав атмосферы. Живые организмы играют важнейшую роль в балансе растворенных веществ в океане, а также в почвообразовании. Они способствуют отложению кальция и серы и создают огромные запасы ископаемого топлива — торфа, каменного угля и нефти.

Все процессы выветривания земной коры приводят к тому, что на поверхности ее образуется сравнительно рыхлый покров, свойства которого зависят от его возраста, типа происшедшего выветривания и характера материнской породы. Это и есть почва, хотя в строгом смысле слова *почвой* этот материал называют лишь после того, как в нем накопятся органические остатки. В большинстве случаев почва остается на том месте, где она образовалась из материнской породы или из отложений органического материала (торфяные болота). Однако иногда почвы образуются в результате переноса исходного материала в другое место ветром, водой или ледниками. Ветер переносит песок (образование песчаных дюн) или пыль из долин древних ледниковых рек (образование лёсса, например, в штатах Айова, Небраска и Канзас); вода создает аллювиальные равнины, дельты в устьях рек и т. п.; из ледниковых наносов образовалась большая часть почв Канады и северо-востока США.

Почвенный покров претерпевает прогрессивное *развитие*, находящееся под прямым или косвенным влиянием климата. Прямое влияние состоит в том, что климатические факторы, особенно температура и осадки, определяют скорость, с которой проникающая в почву вода переносит растворенные и взвешенные в ней материалы на тот уровень, где они будут накапливаться; косвенное влияние климата выражается в том, что он определяет характер растительности, от которой зависит, какие органические материалы будут внесены в почву. Развитие почвы бывает связано с одним из трех процессов: оподзоливанием, латеризацией или

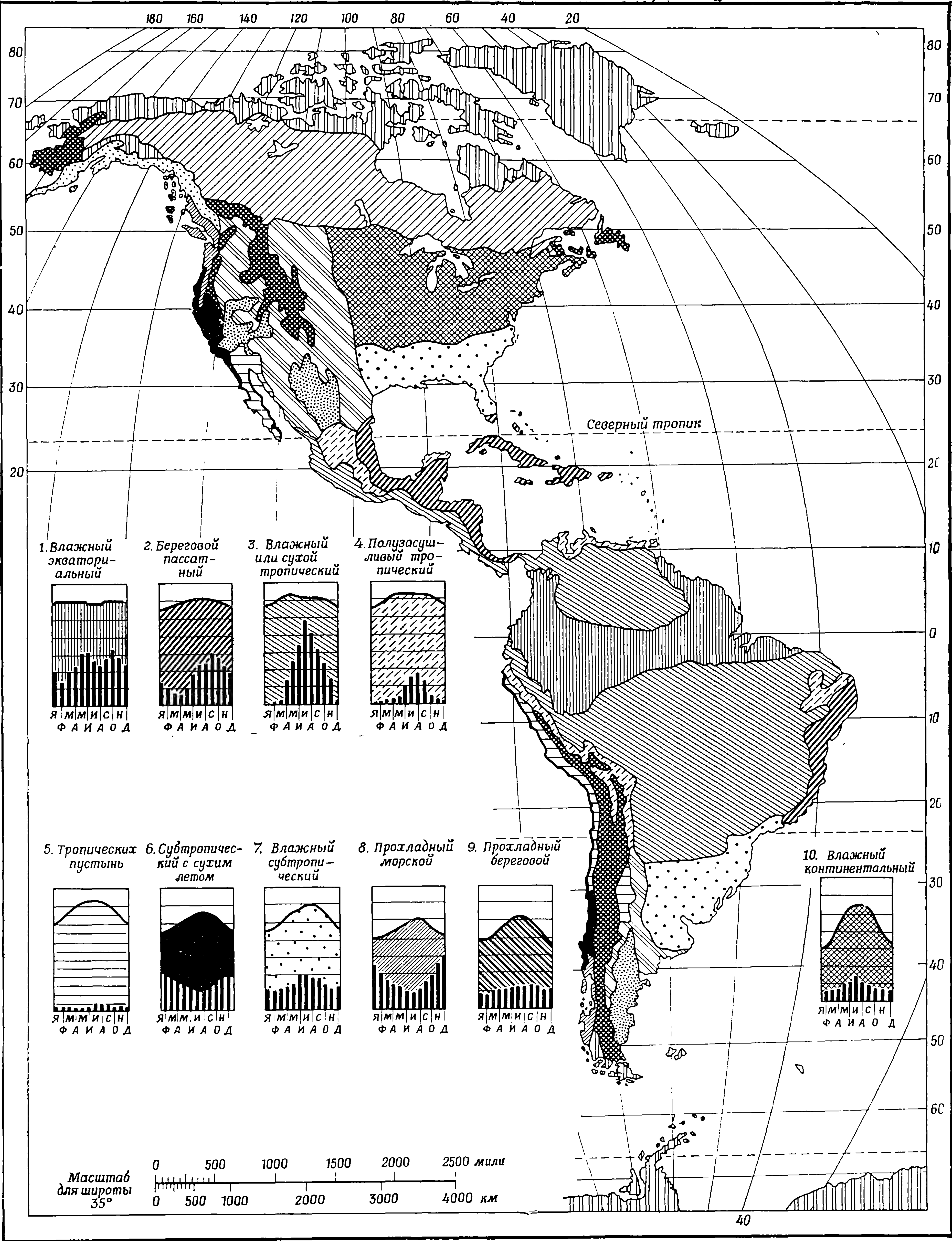
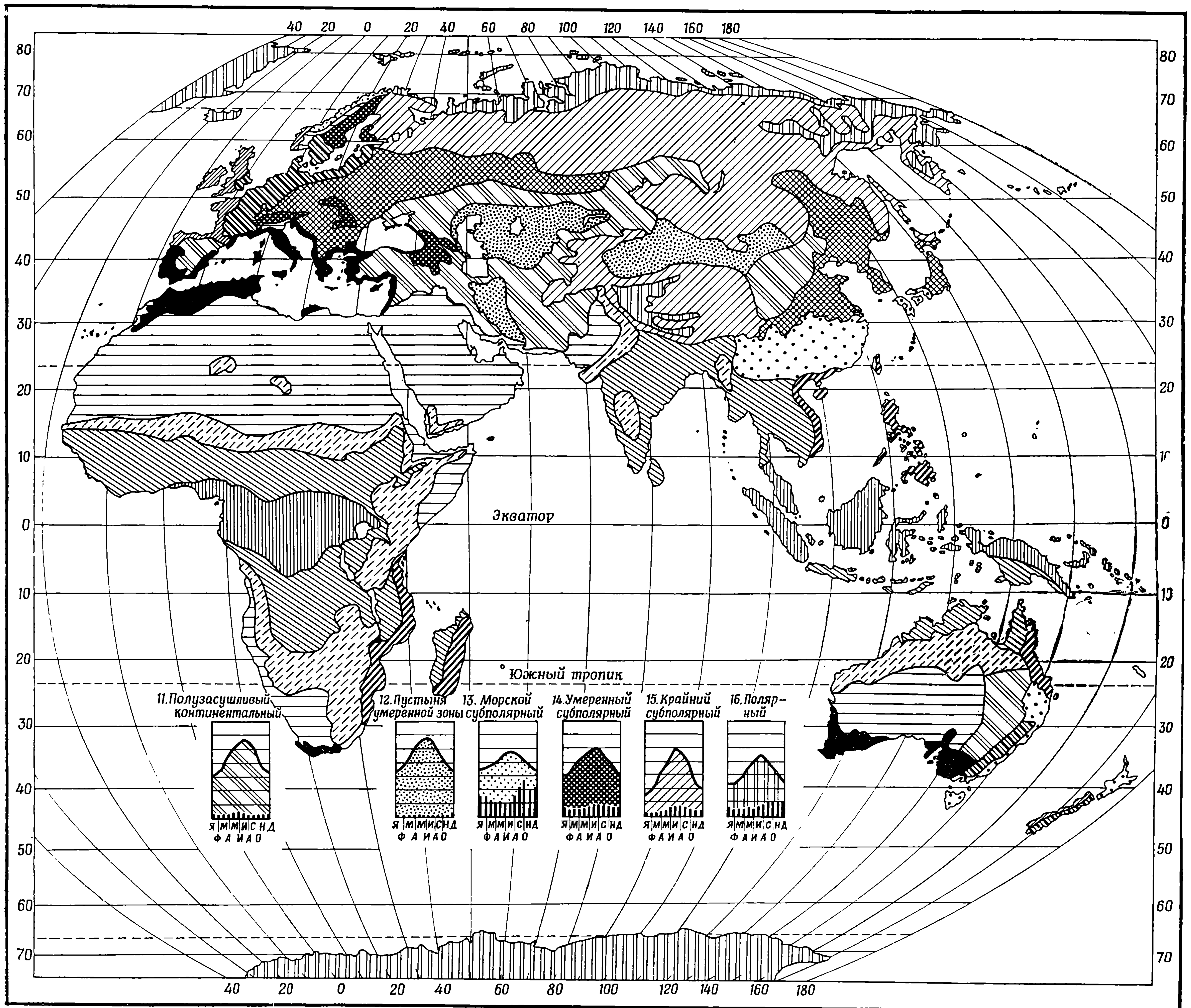


Рис. 595. Климатические зоны земного шара (по Кёппену).

1. Весь год температура 20°C и выше; сезонные колебания меньше 3°C . Годовых осадков не меньше 1500 мм; круглый год сырая погода¹. 2. Средняя годовая температура не ниже 20°C ; сезонные колебания обычно меньше 10°C . Осадков более 850 мм; ни одного сухого месяца¹. 3. Средняя годовая температура не ниже 20°C ; суточные колебания меньше 8°C , кроме районов сильного влияния муссонов. Осадков больше 1350 мм; зимой дождей нет¹. 4. Средняя годовая температура не ниже 20°C ; сезонные колебания меньше 20°C , кроме районов сильного влияния муссонов. Осадков от 250 до 850 мм; не менее 5 зимних месяцев с осадками меньше 25 мм¹. 5. Средняя годовая температура не ниже 20°C . Осадков меньше 250 мм, в зависимости от температуры¹. 6. Температура самых холодных месяцев выше 5°C . Годовых осадков не меньше 250 мм, с летним максимумом (в са-

мый влажный месяц по крайней мере втрое больше осадков, чем в самый сухой). 7. Температура самого холодного месяца выше 5°C . Годовых осадков не меньше 850 мм; ни одного сухого месяца. 8. Температура самых холодных месяцев от 0 до 7°C . Годовых осадков не меньше 850 мм, с зимним максимумом; ни одного сухого месяца. 9. Температура самого холодного месяца ниже 5°C ; сезонные колебания обычно меньше 22°C ; ни одного сухого месяца. 10. Температура самого холодного месяца ниже 5°C , не менее трех месяцев с температурой выше 15°C ; сезонные колебания больше 22°C . Годовых осадков не меньше 400 мм в самых высоких широтах и не меньше 550 мм в самых низких широтах, с летним максимумом. 11. Температура такая же, как при влажном континентальном климате. Осадков 150—400 мм в самых высоких широтах и 300—550 мм в самых низких широтах, с одним (летним) или двумя максимумами. 12. Температура такая же, как при влажном континентальном климате. Осадки менее 150 мм в самых высоких широтах и менее 300 мм в самых низких широтах, с одним (летним) или двумя максимумами. 13. 1—4 мес с температурой ниже 0°C ; по крайней мере 1 мес — выше 10°C , не больше 2 мес — выше 15°C . Осадки с зимним максимумом. 14. Температура такая же, как при морском субполярном климате. Осадки с летним минимумом. 15. Не больше 5 мес с температурой ниже 0°C , по крайней мере 1 мес — выше 15°C . Осадки с летним максимумом. 16. Температура круглый год ниже 10°C .

¹ В возвышенных районах общая температура и годовое количество осадков могут быть ниже, но сезонные изменения этих величин такие же, как и в низменных районах. Типичен градиент температуры около 3°C на каждые 100 м высоты.



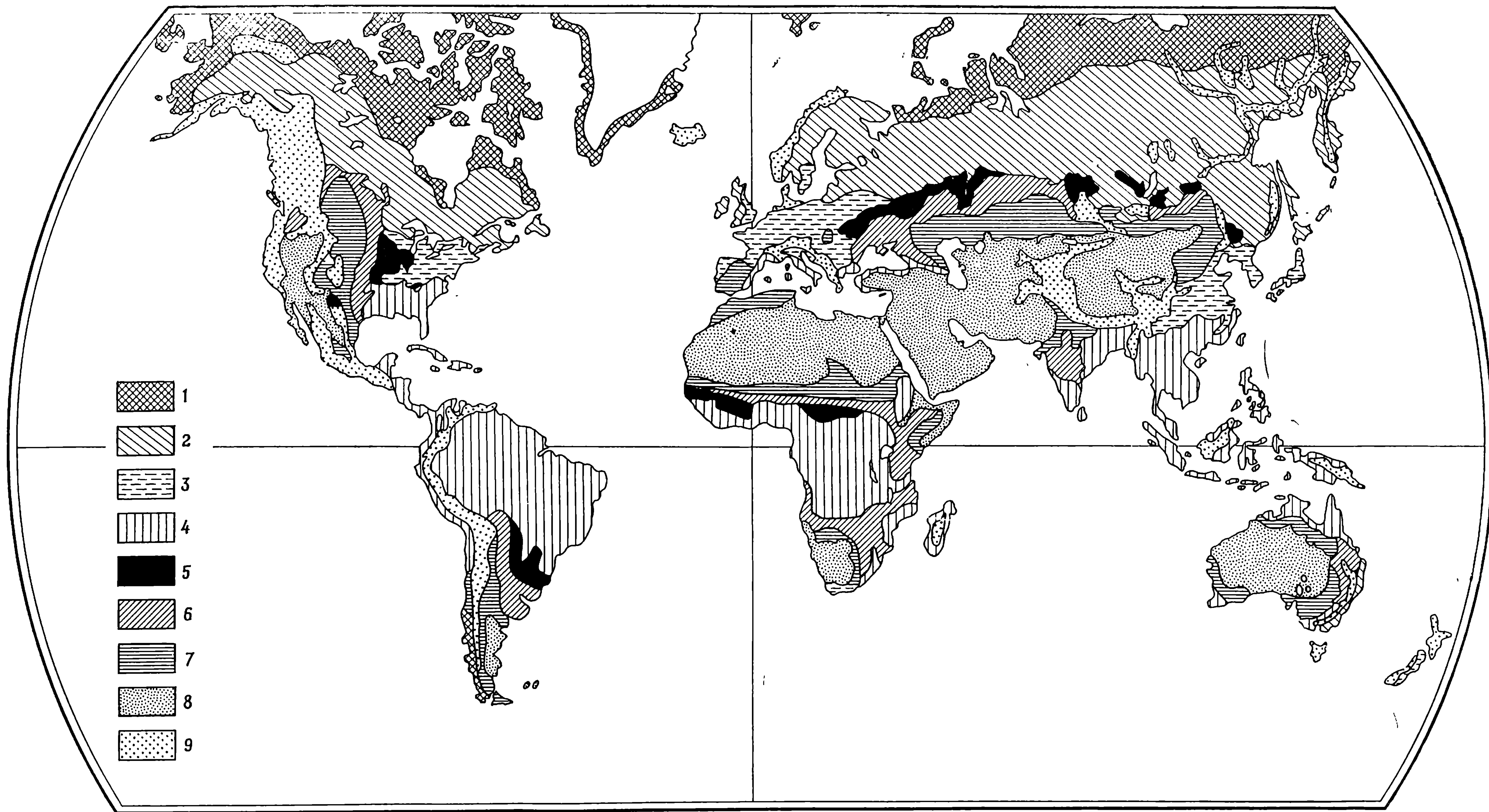


Рис. 596. Распределение основных типов почв на земном шаре (схематическая карта).

1 — тундровые почвы; 2 — подзолистые почвы; 3 — серо-бурые подзолистые почвы, бурые лесные почвы и т. п.; 4 — латеритные почвы (латериты, терра rossa, красноцветные суглинки, красноземы и желтоземы); 5 — степные почвы и деградированные черноземы; 6 — черноземы; 7 — каштановые и бурые почвы; 8 — сероземы и почвы пустынь; 9 — почвы гор и горных долин (сложные).

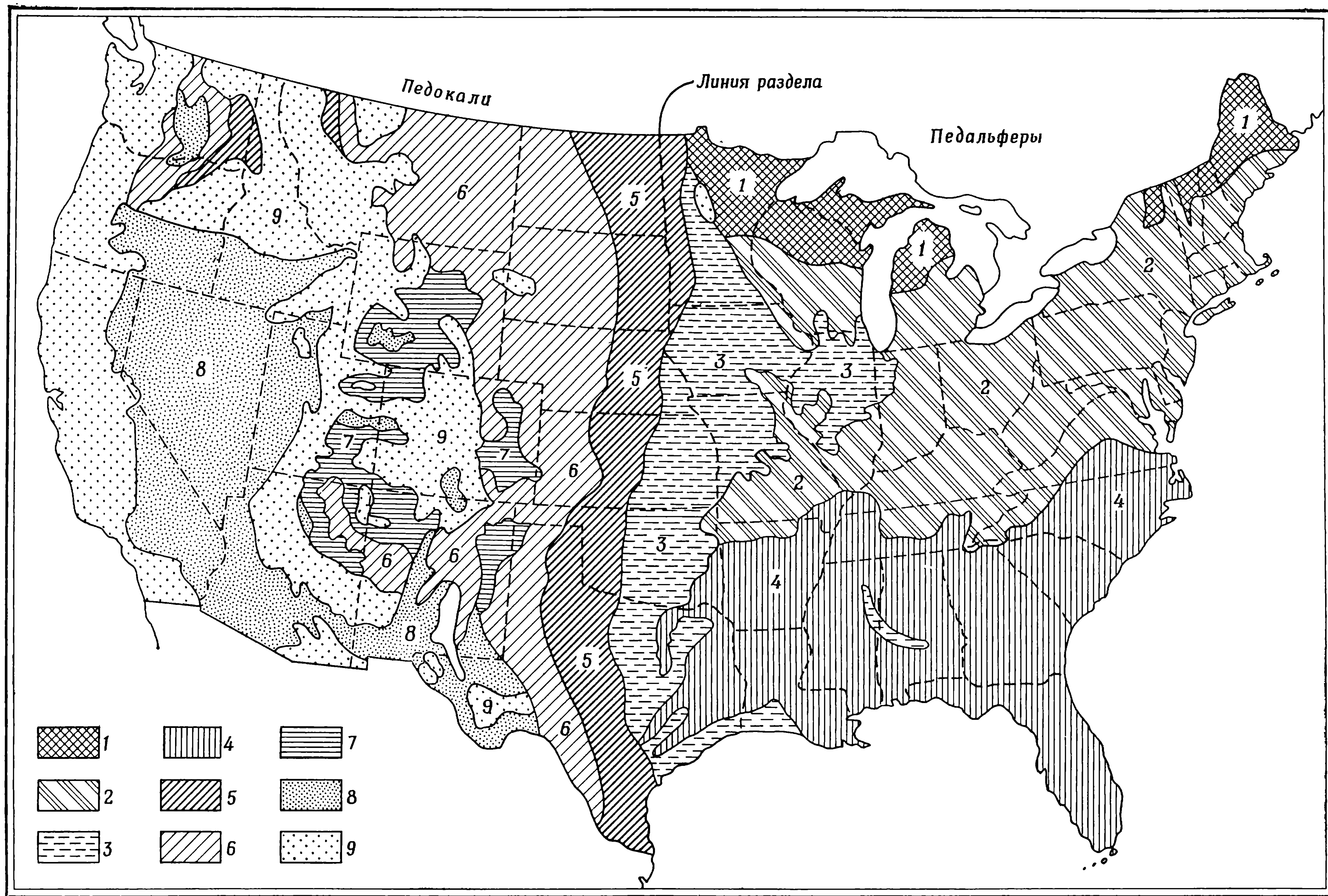


Рис. 597. Общее распределение важнейших зональных почв в США.

1 — подзолы; 2 — серо-бурая подзолистая почва (леса); 3 — почва прерий; 4 — красноземы и желтоземы; 5 — черноземы; 6 — каштановые почвы; 7 — бурые почвы; 8 — сероземы и почвы пустынь; 9 — почвы гор и горных долин (не разделены).

обызвествлением. *Оподзоливание* происходит в холодных влажных районах, где почва получает с дождями больше влаги, чем отдает в результате испарения; из растительных остатков образуется кислый гумус, придающий почве серый цвет золы. *Латеризация* характерна для жарких тропических областей с обильными осадками, где кислотность, создаваемая разложением растительных остатков, невелика; в этих условиях образуются красноземы, или латеритные почвы, богатые железом. *Обызвествление* происходит при малом количестве осадков, неравномерно распределенных на протяжении года, и сильном испарении влаги. В процессе формирования почвы возникает *горизонтальная стратификация*, которая видна на почвенном профиле. Здесь можно различить три главных слоя, или *горизонта*: 1) верхний слой, из которого происходит вымывание веществ просачивающейся вглубь водой; 2) лежащий под ним слой, в котором эти вещества накапливаются, и 3) нижний слой невыветрелой материнской породы.

На рис. 597 в качестве примера показано распространение почв различного типа в разных климатических областях США. *Педокалями* называют почвы, содержащие карбонаты, а *педальферами* — почвы, лишенные такого слоя. К педальферам относятся: *подзолы*, в которых под верхним белым (иногда с серым слоем вымывания) слоем залегает бурый слой, где накапливаются алюминий и железо; *серо-бурые подзолы* с менее выраженным вымыванием; почвы прерий, черные или черно-бурые с бурой подпочвой; *красноземы* и *желтоземы*, в которых происходит как оподзоливание, так и латеризация. К группе педокалей относятся: *черноземы* — черные, богатые органическим веществом, с бурой или красноватой известковой подпочвой; *каштановые* почвы — с меньшим содержанием органического материала, более светлого коричневого цвета; *серые почвы пустынь и полупустынь*, очень бедные органическим веществом, представляющие собой в основном продукт физического выветривания.

Все эти почвы различаются по ряду особенностей, важных для растений, так как почва должна доставлять растению минеральные вещества, а также обеспечивать механическое закрепление и аэрацию корней. К существенным особенностям почв относятся текстура (гравийные, песчаные, илистые или глинистые почвы), содержание органических веществ, влажность, состав почвенного воздуха, кислотность, щелочность и соленость.

372. НЕОДНОРОДНОСТЬ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ И ПОТРЕБНОСТИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Неоднородность поверхности земного шара в отношении климата (температуры, влажности, облачности, туманов, снега, дождей и ветров), почвенных факторов, расположения материков, островов, океанов, рек, озер и т. д. проявляется в самых различных масштабах. Дифференциация условий может существовать как на макроуровне (например, различия между тропическими и полярными областями и т. п.), так и на микроуровне (например, различия между поверхностью почвы и слоем, лежащим на глубине 4 см). Это два крайних примера, но они связаны всеми промежуточными уровнями неоднородности.

Именно на этом пестром и изменчивом фоне внешних условий возникла и продолжает развиваться жизнь. Каждый живой организм претерпевает цикл изменений, неизбежно заканчивающийся смертью и разложением. Однако сама жизнь продолжается, так как она представляет собой открытую систему, непрерывно получающую энергию извне. Организмы поддерживают себя в стационарном состоянии, несмотря на неоднородность и изменчивость окружающей их среды. Для этого необходимо, чтобы интенсивность физиологических процессов не опускалась ниже некоторых минимальных уровней. Вода, кислород, углерод, азот, микроэлементы и подходящая температура — это основное, в чем нуждается живой организм в любой внешней среде. Организмы удовлетворяют эти потребности, приспосабливаясь (адаптируясь) к внешним условиям или подыскивая для себя подходящую среду; в противном случае они вымирают. *Адаптация* может быть поведенческой или физиологической, причем эти две формы не исключают друг друга. Характер и степень необходимых регуляторных изменений зависят от условий среды. Приспособленность организма в целом определяется наиболее слабым звеном в экологической цепи его потребностей. Этот *закон минимума* впервые сформулировал Либих применительно к факторам, необходимым для роста растений: рост растения лимитируется тем из необходимых ему питательных веществ, которое находится в минимуме.

Границы возможностей того или иного вида определяются той стадией развития особей, на которой их толерантность, или выносливость, минимальна. Очевидно, что для каждого из факторов среды, действию которых подвергается данный вид, имеются некоторые предельные значения (максимум и минимум), соответ-

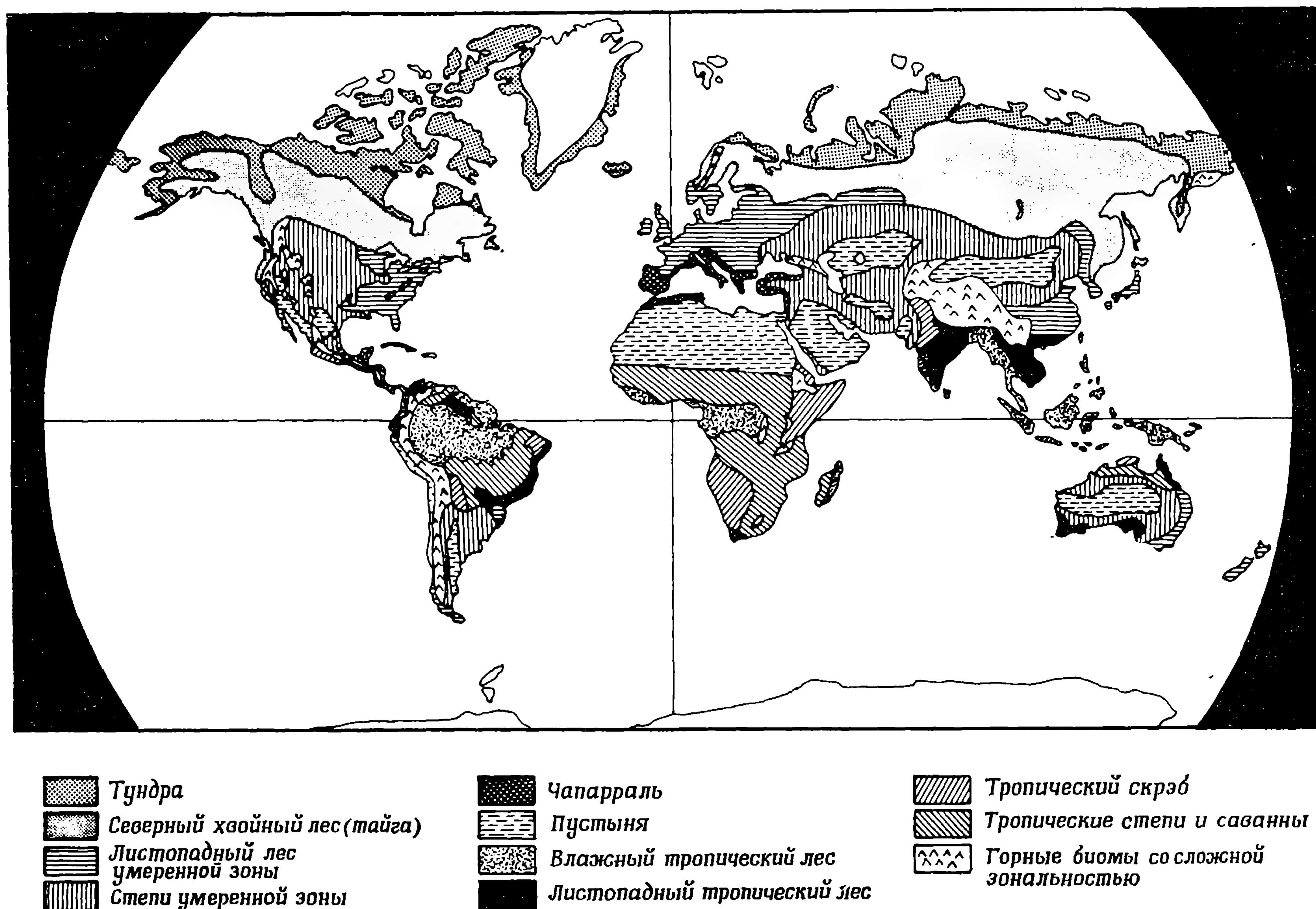


Рис. 598. Главные биомы земного шара.

Обратите внимание, что только тундра и северные хвойные леса тянутся более или менее непрерывно вокруг всего земного шара. Другие сравнимые биомы (например, степи умеренной зоны или влажный тропический лес) занимают изолированные пространства в разных биогеографических областях; поэтому в них обитают экологически эквивалентные, но часто таксономически далекие виды. Распределение главных биомов сходно с распределением основных типов почв (рис. 596), но не совпадает с ним.

ствующие границам толерантности организмов, принадлежащих к данному виду (*закон толерантности* Шелфорда). Вид может обладать широкой толерантностью по отношению к одному фактору, например к температуре, и узкой толерантностью — к другому, например к солености или pH. Таким образом, иногда вид может оказаться не в оптимальных условиях в отношении какого-нибудь одного фактора просто потому, что он плохо приспособлен к другому фактору, который сопутствует первому. Адаптация происходит на протяжении длительных периодов времени путем изменения частот генов, т. е. естественный отбор устраняет неприспособленные формы, и в конце концов в данной области появляются новые виды.

В принципе могли бы выработаться формы жизни, приспособленные ко всему многообразию земных условий, но практически такой путь эволюции был бы неэффективным. Трудно представить себе организм, способный успешно существовать и во влажной местности и в пу-

стыне, у полюсов и в тропиках. Наилучшая общая стратегия жизни — специализация. Именно поэтому возникло так много различных форм жизни, и именно в этом причина их неравномерного распределения на нашей планете.

373. РАСПРОСТРАНЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Наиболее глубокая зависимость форм и распространения организмов от неоднородностей внешней среды наблюдается в мире растений — первичных продуцентов органического вещества. Распространение различных видов растений определяется климатическими и почвенными факторами. В любом климате и на любой почве обитают какие-нибудь виды растений. Как показывает сопоставление рис. 595—597 с рис. 598, распределение различных типов растительности на земном шаре удивительно четко коррелирует с климатическими и почвенными условиями. Вместе с тем все растения, способные выживать в данных условиях, сами оказывают влияние на местный климат и особенно на микроклимат. Разные растения взаи-

модействуют между собой и образуют сообщества. От климата и типов растительности в свою очередь зависит распространение животных.

Сложные и тесные взаимодействия между климатом, живыми организмами и физическим субстратом приводят к образованию характерных региональных сообществ. Географическое распространение этих сообществ — так называемых *био́мов*, — занимающих обширные пространства, хорошо коррелирует с климатическими и почвенными зонами. Тот или иной биом распознают по соответствующему зрелому (климаксному) растительному сообществу, название которого часто служит и названием биома в целом. Наиболее яркую картину смены био́мов дает наблюдение с борта реактивного самолета при перелете от одного полюса до другого.

374. ГЛАВНЫЕ БИОМЫ

Тундра. Северную полярную область опоясывает *тундра* — холодная безлесная равнина, занимающая огромные пространства в Евразии, Северной Америке и Гренландии (рис. 599); Марко Поло охарактеризовал ее как «область, недоступную из-за болот и льда». В Южном полушарии аналогичной зоны нет, так как оно занято в основном океаном. В тундре лимитирующими факторами среды являются низкие температуры, малое количество осадков и короткий вегетационный период (около 60 дней). Верхний слой грунта толщиной от нескольких сантиметров до нескольких метров периодически промерзает и оттаивает, а под ним лежит слой многолетней мерзлоты. В свя-



А



Б

Рис. 599. Тундра.

А. Тундра близ Черчилла (Манитоба) в июле; видны многочисленные водоемы. Б. Тундровая растительность; видна «кочковатость» поверхности низменной тундры.

зи с этим в низинах дренаж почвы недостаточен и здесь много сырых мест, болот и мелких водоемов. Низменные участки покрыты рыхлым ковром из приземистой растительности и медленно разлагающихся растительных остатков: низкие температуры замедляют деятельность бактерий. Возвышенные участки обычно голые и каменистые. Под действием морозов происходит постоянное перемещение обломков грунта, в результате чего возникают каменные гирлянды; верхний слой почвы растрескивается, образуя полигональные структуры, а оттаявшая почва, сползая по слою мерзлоты, образует валы и солифлюкционные террасы. В этих условиях растениям трудно закрепляться в грунте и выдерживать напор ветра, поэтому даже небольшие различия в топографии земной поверхности (например, различие между подветренной и наветренной сторонами каменных многоугольников) и снежного покрова становятся важными экологическими факторами. Число видов растений невелико, и это обычно приземистые формы. К характерным растениям тундры относятся пушица, наземные виды осок и ситников, мхи, лишайники, карликовые формы вереска, карликовые березы и ивы. Животные приспособлены к холоду, длинной зиме, короткому лету и скудному растительному покрову; почти все виды имеют циркумполярное распространение, что связано с наличием почти непрерывной полосы суши вокруг полюса, хотя в Северной Америке некоторым евразийским видам соответствуют иные, но близкие к ним виды. Например, в Старом Свете встречаются северный олень и россомаха, а в Новом Свете — карибу (дикий северный олень) и американская россомаха. Из других животных можно упомянуть мускусного овцебыка, полярного зайца, песца, длиннохвостого аляскинского суслика, лемминга, тундряную куропатку и конька, а также многочисленных песочников и ржанок (в сырых местах). Беспозвоночных в тундре мало, однако летом здесь летают тучи комаров и мошек.

Из-за короткого лета цикл жизни у некоторых беспозвоночных сильно растянут и складывается из нескольких периодов летней активности, разделенных периодами зимней спячки; завершение всего цикла развития иногда занимает несколько лет. Напротив, у позвоночных наблюдается тенденция к ускоренному развитию. Например, северная форма дрозда *Turdus migratorius* кормит своих птенцов в течение 21 ч в сутки, так что период роста занимает у них всего 8, а не 13 дней, как у южных форм.

Хвойные леса. Непосредственно к югу от тундры лежит огромная зона хвойного леса,

проходящая по всему Северному полушарию (рис. 600). В одной лишь Сибири хвойные леса занимают полосу более 6000 км длиной и около 1400 км шириной, образуя величайший в мире лесной массив — тайгу. Эта зона расположена в области, подвергавшейся в прошлом оледенению, с тонким слоем минеральной почвы, и богата озерами, реками и болотами; для нее характерны короткий вегетационный период и очень суровые зимы. Здесь доминируют вечнозеленые деревья с игольчатыми листьями (хвоей), главным образом ель, пихта и сосна, которые не достигают особенно большой высоты, но образуют сплошное море прямых, тесно расположенных стволов; они создают густую тень, поэтому здесь слабо развиты ярусы кустарников и травянистых растений. Опавшая хвоя разлагается медленно, почвы в этой зоне подзолистые. Берега речек и ручьев окаймлены зарослями ольхи, ивы и березы. Болота (в частности, «озерные» болота Канады) характеризуются кислой реакцией и заполнены мхами, в том числе сфагнумом; на них растут брусника, голубика, восковник, клюква и т. п. В лесах таежного типа внизу под сплошным плотным пологом холодно и сумрачно, никогда не бывает ветра, отсутствует подлесок. Создается впечатление, что в них нет животных, однако здесь обитают лоси, дикобразы, бобры, зайцы, рыси, куницы, выдры, медведи, волки, горностаи, тетерева, белки, гагары, чижи, клесты, синицы, славки, дятлы, а летом неисчислимое множество комаров.

Вдоль горных цепей хвойные леса распространяются дальше к югу — в Северной Америке вдоль Аппалачских гор (до Северной Каролины) и Скалистых гор (до Мексики). При этом характер леса изменяется. В северной части Аппалачей это обычный хвойный лес, но в южной части этих гор доминирующими породами становятся красная ель (*Picea rubens*) и ель Фрезера. На Западе, к югу от Аляски, мы находим иную картину из-за обилия осадков (разд. 370) в области Берегового хребта. Зимой здесь выпадает в виде дождя и снега до 635 см осадков, а летом из-за туманов их количество возрастает еще на 127 см. Биом этой области называют «влажным лесом умеренной зоны» (рис. 601). Деревья обрастают здесь мхами и лишайниками, которые покрывают также и землю. Леса состоят из тсуги разнолистной, виргинского можжевельника, ситкинской ели и дугласовой пихты. Южные районы этой области славятся лесами из секвойи, которые хищнически вырубались. Сходные, хотя и менее влажные, условия существуют в Скалистых горах. На больших высотах здесь



Рис. 600. Хвойные леса.

Такие леса покрывают обширные пространства Канады, Европы и Сибири, а также значительные площади в более южных областях, где они растут на больших высотах на горных хребтах.



Рис. 601. Дугласова пихта (*Pseudotsuga*) и туя западная (*Thuja plicata*) в горном лесу на берегу океана (штат Вашингтон).



Рис. 602. Лес на тихоокеанском побережье Калифорнии.

Преобладает секвойя (*Sequoia sempervirens*), которую дополняет дугласова пихта. Из других растений следует отметить *Lithocarpus densiflorus*, *Rhododendron californicum*, *Gaultheria shallon*, *Vaccinium* spp., *Polystichum munitum*.

доминируют ель Энгельманна, пихта *Abies lasiocarpa* и некоторые виды сосны; для меньших высот характерны дугласова пихта и желтая сосна (*Pinus ponderosa*). В горах Сьерра-Невада и Каскадных горах в более высокой зоне растут тсуга черная, пихта и сосна скрученная, а ниже — ламбертова сосна, речной кедр и гигантская секвойя. Деревья в этих лесах обычно растут очень густо и достигают большой высоты. Одна из крупнейших секвой достигает в высоту 81 м, в толщину около 12 м и возраста 3500 лет. Виргинский можжевельник достигает в высоту до 60 м. Ствол ситкинской ели может иметь у основания толщину в 10 обхватов. В прибрежных районах высота секвойи может достигать около 110 м, а возраст — примерно 2000 лет (рис. 602).

Лиственные леса. К югу от хвойных лесов лежит область *листопадных лесов умеренной*

зоны (рис. 603), которые прежде занимали восточную часть Северной Америки, всю Европу, часть Китая, Японии и Австралии и южную часть Южной Америки. В Европе, Северной Америке и на Дальнем Востоке цивилизация достигла наибольшего развития именно в этих районах, и в результате от некогда огромных лесных массивов почти ничего не осталось. Когда в Америку прибыли английские поселенцы, материк был чуть ли не сплошь покрыт лесом; говорили, что «белка могла бы добраться от Атлантического океана до Миссисипи, ни разу не коснувшись земли». А глядя на нынешнюю Европу, никак нельзя представить себе, какие обширные и густые леса покрывали ее в средние века и раньше.

Биом лиственного леса богат и сложен. Он подразделяется на много региональных разновидностей, а число различных древесных

пород здесь очень велико. Например, в Северной Америке в переходной зоне между хвойным лесом и *восточными листопадными лесами* доминируют банксова и норвежская сосны, канадская тсуга, кипарисовик Лавсона, туя, бук, сахарный клен, американская липа, желтая береза, поздняя черемуха и серебристый дуб. Одним из доминирующих видов раньше была величественная веймутова сосна, особенно в области, окружающей Великие озера, где она была уничтожена в результате варварского ведения лесозаготовок в конце XIX века. К важным разновидностям лиственного леса относятся: буково-кленовый лес (на севере центральной части США), кленово-липовый лес (в Висконсине и Миннесоте), лес из дуба с гикори (в западных и южных штатах), дубово-каштановый лес (в Аппалачских горах до массового поражения каштана раком), смешанные мезофитные леса Аппалачского плато (с очень большим числом видов, среди которых доминирует тюльпанное дерево) и сосновые леса на юге. Последние не являются конечной стадией сукцессии; они сохраняются благодаря рубкам и лесным пожарам — без вмешательства этих факторов сосна уступила бы место дубу, гикори и магнолии. Виргинский дуб и магнолия доминируют во Флориде и в других штатах, расположенных у Мексиканского залива.

Восточный листопадный лес занимает область, характеризующуюся мощным слоем плодородной почвы, равномерным распределением осадков и отсутствием резких колебаний температуры. Сезонные изменения хорошо выражены. В этих лесах с пышно развитым травянистым и кустарниковым подлеском обитает очень много птиц и млекопитающих, поэтому здесь трудно выделить какие-то особо характерные виды.

Влажный тропический лес. Из всех лесных биомов наиболее сложную структуру имеют *влажные тропические леса* (рис. 604), опоясывающие Землю по экватору. Этой зоне — родине тикового дерева, красного дерева и эбенового дерева — свойственны равномерно высокие температуры и очень большое количество осадков (250—400 см); в некоторых районах Камеруна осадки достигают 1017 см, а в Ассаме — даже 1161 см. Обширная область непрерывных влажных тропических лесов занимает бассейн Амазонки; эти леса уступают по площади лишь лесам в бассейне Конго, в Западной Африке и в Индо-Малайской области. С самолета тропический лес выглядит как огромный волнистый ковер зеленого цвета. Путник вопреки обычному представлению не встречает здесь «душных непроходимых джунглей»: он идет по сумрач-

ному умеренно теплому краю, где нет ни травы, ни кустарников. Сквозь сомкнутые кроны деревьев до обедненной почвы доходит очень мало света. Здесь нет смены времен года — одно бесконечное лето. Там, где дожди носят сезонный характер, наблюдаются некоторые весьма незначительные изменения. У разных деревьев могут быть различные сезонные циклы, однако эти циклы не совпадают во времени, так что общая картина не меняется. На Новых Гебридах местные жители по плодоношению или цветению тех или иных деревьев определяют время посева различных культур. Подавляющее большинство растений — древесные формы, достигающие значительной высоты. Семейства, представленные в умеренной зоне невысокими травянистыми растениями, во влажном тропическом лесу представлены древовидными формами. Вербены имеют вид развесистых деревьев, из злаков здесь растет бамбук высотой до 20 м, а тропические виды фиалок достигают размеров яблони. Верхние ярусы леса заполняют кроны деревьев, деревянистые лианы и эпифиты: орхидеи, омелы, мхи, лишайники и «душители» (*Clusia*). Деревья уступают по высоте секвойе, а по толщине ствола — многим деревьям умеренной зоны, но кажутся необычайно высокими, так как их прямые стволы с гладкой тонкой корой уходят далеко вверх, прежде чем начинают ветвиться. Кроны сравнительно невелики. Средняя высота крупных деревьев 45—55 м, но некоторые достигают 60 м. У многих деревьев развиваются огромные корни, поддерживающие ствол наподобие контрфорсов (так называемые *досковидные корни*), у других корни поддерживают приподнятое над землей основание ствола, у третьих длинные толстые корни расходятся во все стороны по поверхности земли. Цветки нередко образуются прямо на стволах деревьев. Стволы и кроны опутаны лианами, деревянистые стебли которых могут достигать 240 м в длину, около 15 см в толщину и настолько прочны и многочисленны, что не дают дереву покачнуться. В тропиках произрастает свыше 90% всех видов лазающих растений. Здесь обычны также «душители» (*Clusia*) — деревья, которые начинают свою жизнь как эпифиты, а затем образуют многочисленные воздушные корни, опускающиеся отвесно вниз; своими ветвями они оплетают поддерживающее их дерево настолько прочно, что буквально душат его, и оно в конце концов отмирает и гнивает. Некоторые эпифиты образуют большие ячеистые клубки, в которых могут поселиться муравьи; у других эпифитов (бромелиевые) имеются специальные цистерны для сбора дождевой воды, в которых



Рис. 603. Листопадный лес умеренной зоны (Огайо).
Преобладающими породами являются белый и красный дуб с подлеском из
гикори.



Рис. 604. Влажный тропический лес.
Опушка лесной поляны в Итуриском лесу в Нала (бассейн Конго).

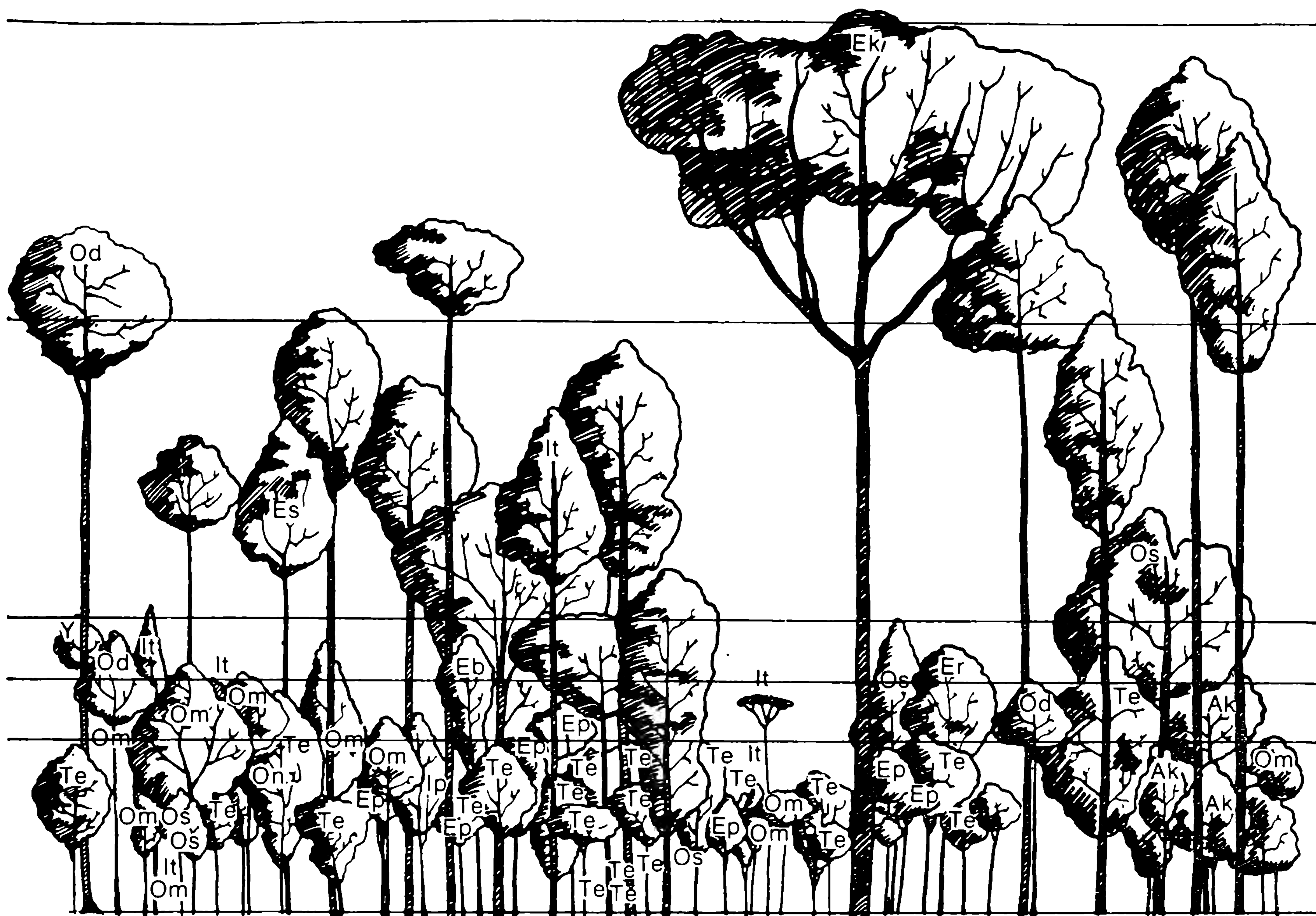


Рис. 605. Схематический профиль первичного смешанного леса (в Нигерии).

На схеме представлен участок длиной 61 м и шириной 7,6 м. Показаны все деревья выше 4,6 м. *Av* — *Pausinystalia* или *Corynanthe* sp.; *Ak* — местное название «ако омбе» (род и вид не установлены); *Es* — *Casearia bridelioides*; *Ek* — *Lophira procera*; *Ep* — *Rinorea* sp. (cf. *dentata*); *Er* — *Picralima umbellata*; *Es* — *Diospyros «confertiflora»*; *Ip* — *Strombosia* sp.; *It* — *Strombosia pustulata*; *Od* — *Scottellia kamerunensis*; *Om* — *Rinorea* sp. (cf. *oblongifolia*); *Op* — *Xylopia quintasii*; *Os* — *Diospyros insculpta*; *Te* — *Casearia* sp.; *Y* — *Parinari* sp. (cf. *excelsa*).

даже иногда выводятся комары и лягушки. Для влажного тропического леса характерно разделение по вертикали на пять ярусов (рис. 605). Каждый ярус состоит из крон определенных деревьев; однако молодые экземпляры видов, принадлежащих к верхним ярусам, временно входят в состав нижележащих ярусов. Создается впечатление, что все пространство заполнено зеленью. Самый верхний ярус образует почти сплошной полог. Именно здесь обитает большинство животных, населяющих влажный тропический лес. Многие из них никогда не спускаются на землю. Разделение леса на ярусы почти невозможно рассмотреть ни снизу, ни сверху; оно видно только там, где участок леса только что вырублен. По берегам рек в нижние ярусы проникает так много света, что буйная вторичная поросль затемняет истинную структуру леса.

Число различных видов растений здесь необычайно велико. Наиболее богаты индо-ма-

лайские леса, а самые бедные — африканские. В Индо-Малайской области на одном участке леса можно встретить от 2500 до 10 000 видов. В отличие от других лесных биомов в тропическом лесу отдельные особи одного вида могут находиться на больших расстояниях друг от друга — иногда более километра.

В некоторых районах мира встречаются особые разновидности влажного тропического леса. Таковы, например, муссонные леса, лишенные листвы в засушливое время года, и влажные горные леса.

Днем в тропическом лесу тихо и почти не видно животных. Время от времени можно услышать голоса обезьян или птиц, но большинство пернатых хранит молчание. Ночью же, напротив, поражает обилие звуков, издаваемых лягушками и насекомыми. Млекопитающих мало, если не считать приматов, живущих в кронах деревьев, речных кабанов (в Африке) и нескольких видов мелких антилоп.

Рис. 606. Саванна в Крюгеровском национальном парке (Трансвааль).

На переднем плане зебры и гну — характерные животные травянистого пояса Африки.



Рис. 607. Низкозлаковая прерия со стадом бизонов.

В прошлом бизон был одним из главных травоядных животных в степных районах западной части США и Канады.



Степные биомы. Зона постепенного перехода от лесного биома к степному называется *лесостепью*. В тропиках наиболее обширную область такого типа образуют африканские *саванны* (рис. 606). Это область травянистой растительности, среди которой разбросаны отдельные деревья и группы деревьев, — так называемые парковые леса. В этом жарком районе с длительным засушливым сезоном обитают самые крупные на земном шаре популяции разных видов копытных. Здесь бродят огромные стада антилоп пала и гну, буйволов и зебр — быстроногих животных, за которыми охотятся львы, шакалы и другие хищники. Там, где есть реки, в саванну вклиниваются

полосы леса (так называемые галерейные леса). В других местах деревьев мало и они представлены небольшим числом видов; для них характерны сезонные циклы, регулируемые периодами дождей. Здесь растут баобабы, свечное дерево, молочай и колючие акации.

Биомы типа саванн имеются также в Австралии и Южной Америке. В Северной Америке они некогда простирались от Кентукки и Техаса до Мексиканского залива и восточного побережья материка. В некоторых других местах подобные биомы возникли в результате выжигания леса и выпаса скота.

Прежде около 42% всей поверхности суши было покрыто травянистой растительностью;

теперь эта площадь сократилась вследствие чрезмерной эксплуатации пастбищ и нерационального ведения сельского хозяйства. Эти области — степи Старого Света, североамериканские прерии (рис. 607), южноамериканские льяносы и пампа и африканские велды — представляют собой холмистые равнины, время от времени орошаемые небольшим количеством дождя (25—50 см в год). Через некоторые степные районы протекают крупные реки. Крупнейший из сплошных степных массивов тянется через Европейскую часть СССР и Западную Сибирь. Подобно другим степям, это область, покрытая травянистой растительностью, где весной появляется множество диких цветов; для нее характерны чрезвычайно резкие сезонные различия температур, монотонность ландшафта и частые засухи. Среди животных преобладают травоядные грызуны (главным образом роющие формы) и многочисленные копытные. Здесь обитают кроты, пищухи, сурки, хомяки, куропатки, журавли, жаворонки, ласточки, канюки и кобчики. Древесные птицы немногочисленны. Земноводные встречаются редко, но зато хорошо представлены пресмыкающиеся (ящерицы, змеи, в частности гадюки).

Степи Евразии создавали благоприятные условия для кочевого образа жизни, и эту область в былые времена населяли многочисленные племена кочевников.

Аналогичные травянистые биомы имеются и в Северной Америке. В настоящее время в них преобладают злаковые травы, введенные из Европы (тимофеевка, мятлик и т. п.). Первоначально здесь росли местные кустовые злаки, дернообразующие растения и разнотравье (сложноцветные и бобовые, астра, золотарник, синеголовник). Хорошо выражена ярусность растительности. Корневая система составляет больше половины всей массы травянистой растительности и может углубляться в почву на 1,5 м. Выше лежит слой накопившейся подстилки. Количество свежей подстилки может достигать около 15 т на 1 га, а количество гумуса — более 25 т на 1 га. У самой поверхности находится нижний ярус травянистых растений (одуванчики, дикая земляника, лапчатка, фиалки). Средний ярус состоит из низкотравных злаков, полевой горчицы и рудбекии. И, наконец, верхний ярус образуют высокие травы, в том числе злаки. Из животных следует отметить бизонов, степных тетеревов, антилоп и невероятное множество насекомых, в особенности прямокрылых и цикадок.

В Северной Америке существуют степные биомы нескольких типов. На востоке США они

сейчас уже в основном окультурены; тем не менее в них обитают воробьи, рисовые и луговые трупялы, оленьи мыши и дикие кролики.

Высокотравные прерии некогда простирались с севера на юг, примыкая к зоне лиственных лесов. Они сохраняли стабильность, пока индейцы систематически выжигали их. Когда пришли европейские поселенцы и прекратили выжигание прерий, последние начали зарастать лесом. Растительность этих прерий обычно состоит из злаков и разнотравья, видовой состав которых непрерывно изменяется с изменением местных условий. Первоначально здесь на огромных пространствах росли травы высотой до 2,5 м (бородач *Andropogon furcatus*, просо лозное, индейская трава — соргастра — и другие). Растительность *смешанных прерий* состояла из трав высотой 60—120 см (бородач *Andropogon scoparius*, ковыль, пырей Смита и оризопсис). В *низкотравной прерии* росли бизонова трава и различные виды грамовой травы (*Bouteloua*). Именно на степных землях свирепствуют пыльные бури. Далее к западу лежит пустынно-степная область, которая сохраняется только благодаря пожарам; при отсутствии пожаров в нее вторгаются с запада мескитовое дерево, кактусы и различные низкорослые деревья.

Чапарраль. В некоторых частях Калифорнии и Мексики, в средиземноморских странах, на южном побережье Австралии и в центральных районах Чили встречается тип растительности, который в Америке называют *чапарралем*, в Европе — *макй*, а в Австралии — *скрэбом* (рис. 608). Эти районы отличаются мягкой дождливой зимой и длинным, жарким и сухим летом. Для них характерны вечнозеленые растения с жесткими, толстыми листьями, образующие густые заросли кустарникового типа: в Калифорнии чаще всего чамисо (*Adenostoma fasciculatum*) и толокнянка, а в Австралии — эвкалипт. Это растительное сообщество сохраняется благодаря пожарам. У некоторых видов семена даже лучше прорастают, если они подверглись воздействию огня. В особенно засушливые годы подоженный кустарник мгновенно вспыхивает. Однако при слишком частых пожарах чапарраль гибнет, уступая место травянистой растительности. Если же пожары происходят чересчур редко, то местность зарастает склерофильным (жестколистным) лесом из виргинского дуба. В прибрежных горах Калифорнии, где эта растительность достигает наибольшего развития, склерофильные леса обычно покрывают северные склоны, а чапарраль — южные.



Рис. 608. Заросли чапарраля в Калифорнии (кустарник *Eriodictyon tomentosum*).

Пустыни. Одну седьмую часть всей поверхности суши занимают области, где дожди не восполняют потерю влаги в результате испарения. Для всех этих областей, называемых *пустынями*, характерен недостаток воды, хотя они могут отличаться друг от друга во многих других отношениях. Только в северном Чили и в Центральной Сахаре имеются районы, где совсем не бывает дождей. В большинстве других пустынь выпадает некоторое количество осадков, обычно менее 25 см в год. Наиболее обширные пустыни образуют на земном шаре два прерывистых пояса, лежащих приблизительно в зонах северного и южного тропиков. Самая обширная из них, Сахара, занимает около 9 000 000 км², но эта область неоднородна по ландшафту: лишь около 10% ее занимают песчаные дюны, а в западной части есть даже горы, покрытые снегом. На востоке к Сахаре примыкает Аравийская пустыня, третью часть которой покрывают пески; она отличается полным отсутствием рек, которые начинались бы в ней или пересекали ее. Дальше на восток расположены пустыни Средней Азии, Ирана, Индии, пустыни Такла-Макан и Гоби. В Северной Америке пустыни имеются на западе США и в прилегающей части Мексики (Большой Бассейн, Мохаве, Сонора и Чихуахуа). К югу от экватора расположены Австралийская пустыня, занимающая 44% площади материка, пустыни Патагонии в Аргентине, пустыни Атакама в Чили и Калахари в Африке.

Большинство пустынь отличается жарким климатом, температура воздуха летом достигает

до 50° С, а температура почвы может быть примерно на 15—25° С выше. Но в некоторых пустынях (например, Гоби) климат холодный из-за большой высоты над уровнем моря. Как правило, наблюдается большой контраст между дневными и ночными и между летними и зимними температурами. В пустыне может быть и очень холодно, и очень жарко. Организмы, обитающие в пустынях, должны приспосабливаться к крайним температурам, к недостатку воды, к сильным ветрам, к выпадающим изредка ливням, а в некоторых областях и к засоленности почвы.

Растения пустынь либо избегают воздействия засухи благодаря своему жизненному циклу, либо обладают засухоустойчивостью (рис. 609). К первым относятся однолетники, которые переживают сухой период в виде семян, а после выпадения достаточного количества осадков прорастают, быстро зацветают, производят семена и затем отмирают. Ко второй группе относятся многолетние растения, которые либо имеют корни, достигающие до подземных вод, либо сбрасывают листву в период засухи, либо запасают в своих тканях огромные количества воды. Многие из таких видов растут около пересыхающих рек или в местах, где имеются подземные запасы воды. У мескитового дерева корни уходят в землю на глубину до 30 м. Растущий в американских пустынях паломверде (*Cercidium macrum*) испаряет мало воды благодаря очень мелким листьям. *Суккулентами* называются растения, сохраняющие запасы воды в толстых, мясистых листьях или в боченко-

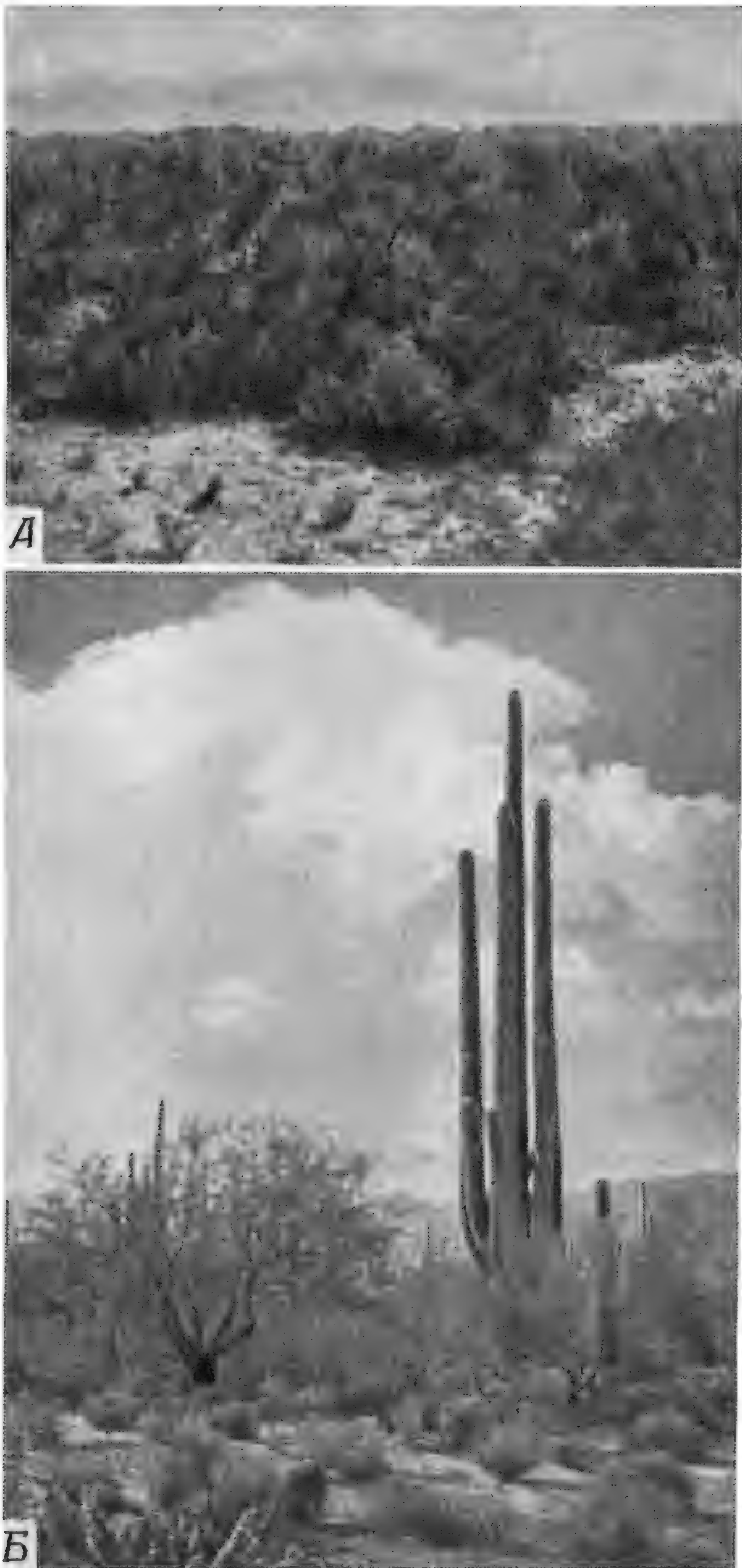


Рис. 609. Два типа пустынь, характерных для западной части Северной Америки.

А. Пустыня в Айдахо с преобладанием древовидной полыни. Б. Довольно пышная растительность «горячей» пустыни в Аризоне с гигантскими кактусами (сагуаро), *Cercidium torrojanum*, креозотовым кустарником *Covillea texicana* и другими кустарниками пустыни. На обширных пространствах, занятых пустыней, можно видеть одни лишь кустарники.

образных стеблях. Взрослое растение кактуса сагуаро может весить до 10 тонн, причем четыре пятых этого веса приходится на воду. Многие

растения пустынь покрыты колючками, спасающими их от некоторых растительноядных животных. Лимитирующий фактор в пустыне уже не свет, как в лесу, а вода. Для пустыни характерны такие растения, как кассии, акации, юкки (в том числе древовидная юкка), агавы, кактусы, полынь, креозотовый кустарник, различные молочаи и эфиромасличные кустарники.

Для животных проблему составляют нехватка воды и крайне высокие температуры. Многие обитатели пустынь ведут ночной или подземный образ жизни. Некоторые виды используют метаболическую воду. В пустыне обитает много видов животных; наиболее типичны мешотчатый прыгун, песчанки, тушканчики, сцинки и другие ящерицы, а из хищников — собака динго в Австралии, африканская дикая собака, койоты и карликовые лисицы. В пустынях живет также невероятное множество насекомых.

Между всеми этими сообществами, или биомами, существуют переходы, которые могут быть постепенными или сравнительно резкими; в том и другом случае имеется переходная зона — так называемый *эктон*. Здесь встречаются виды, характерные для обоих биомов, а иногда еще и виды, свойственные только переходной области; их часто называют «краевыми» видами.

375. ВЕРТИКАЛЬНАЯ ЗОНАЛЬНОСТЬ

Как мы уже отмечали, климат изменяется не только в зависимости от широты и местных условий, но и в зависимости от высоты над уровнем моря. Поэтому можно ожидать, что и распространение живых организмов изменяется аналогичным образом. В горах может быть 4—5 узких растительных поясов (рис. 610 и 611), причем последовательность их в направлении снизу вверх соответствует последовательности широтных зон от экватора к полюсу на одной и той же высоте. Ярким примером могут служить растительные зоны гор Рувензори в Африке. Это высокие горы на экваторе, вершины которых покрыты вечными льдами и снегами; они подобны островам, возвышающимся среди моря тропического зноя. Поднимаясь по склонам этих гор, человек последовательно проходит через тропический лес, зону растительности, характерной для восточноафриканских степей (зона *Hagenia*), бамбуковые леса, область гигантского древовидного вереска, покрытого мхами и лишайниками, умеренную зону с лобелиями и сенецио, достигающими размеров дерева (обычно это невысокие травянистые

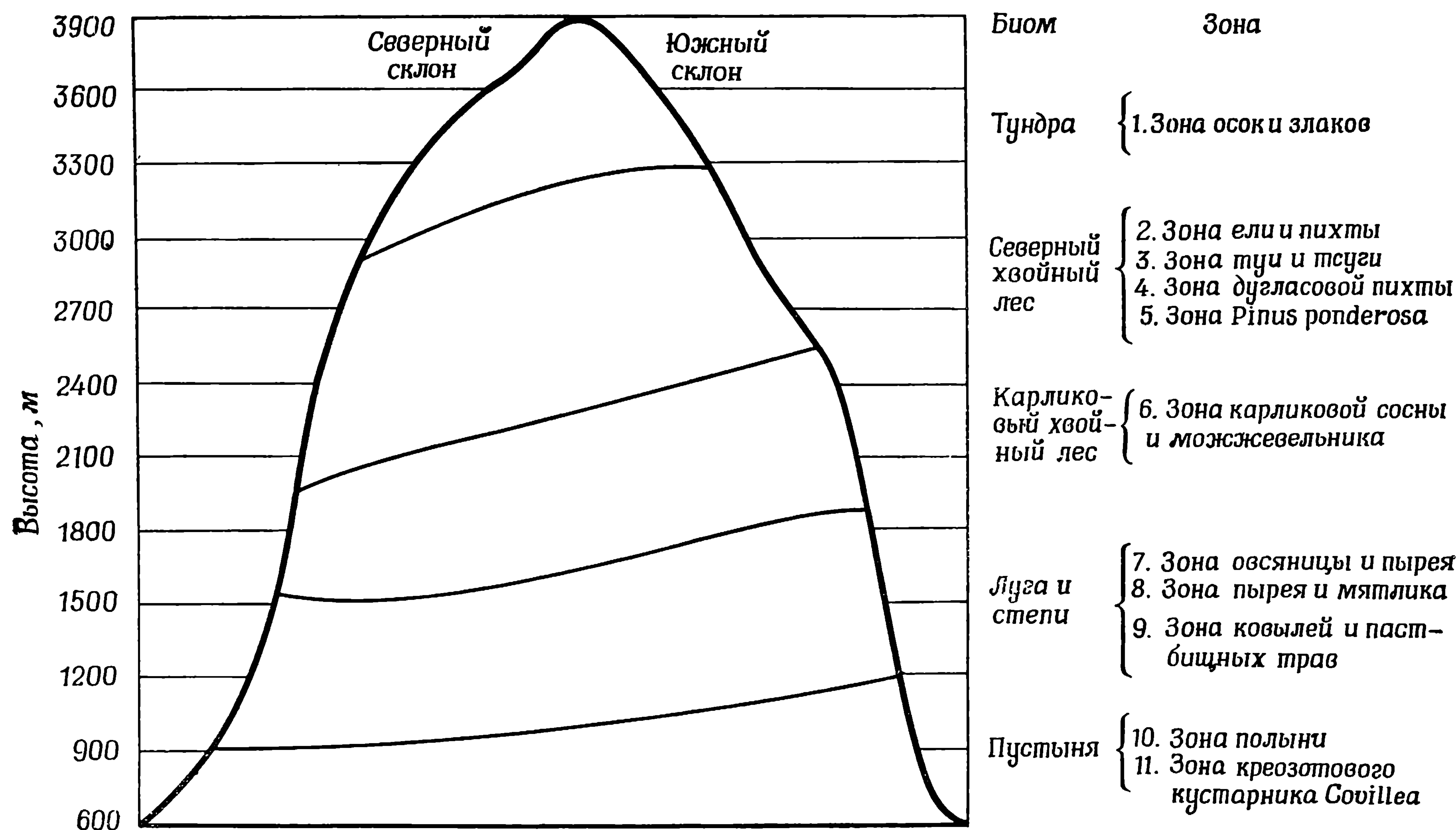


Рис. 610. Вертикальная зональность в горах западной части Северной Америки.

Схема не относится к какой-то отдельной горе — представленная здесь общая картина характерна для всего центрального (так называемого межгорного) района Скалистых гор в штате Юта. К северу, югу, западу или востоку от этого района зональность может быть несколько иной. Например, к северу и востоку отсутствуют зона карликовой сосны и можжевельника и зона креозотового кустарника. К востоку от указанного района между луговой зоной и северным хвойным лесом имеется зона дуба и *Cercocarpus montanus*, а к западу — различные зоны типа чапарраля.



Рис. 611. Схема соответствий между вертикальной зональностью (справа) и широтными поясами (слева).

растения) и живущими до ста лет (рис. 612), зону тундры и попадает наконец в область снегов и льда.

376. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВО ВРЕМЕНИ

Как мы видели, распространение наземных растений определяется в основном климатом и в меньшей степени почвами. Распространение

животных зависит от климата и растительности. Кроме того, сами растения и животные оказывают дальнейшее влияние на свое распространение, так как одно их присутствие видоизменяет среду, в которой они живут. Растения уменьшают количество света, падающего на грунт, изменяют состав и структуру почвы и оказывают влияние на микроклимат у поверх-

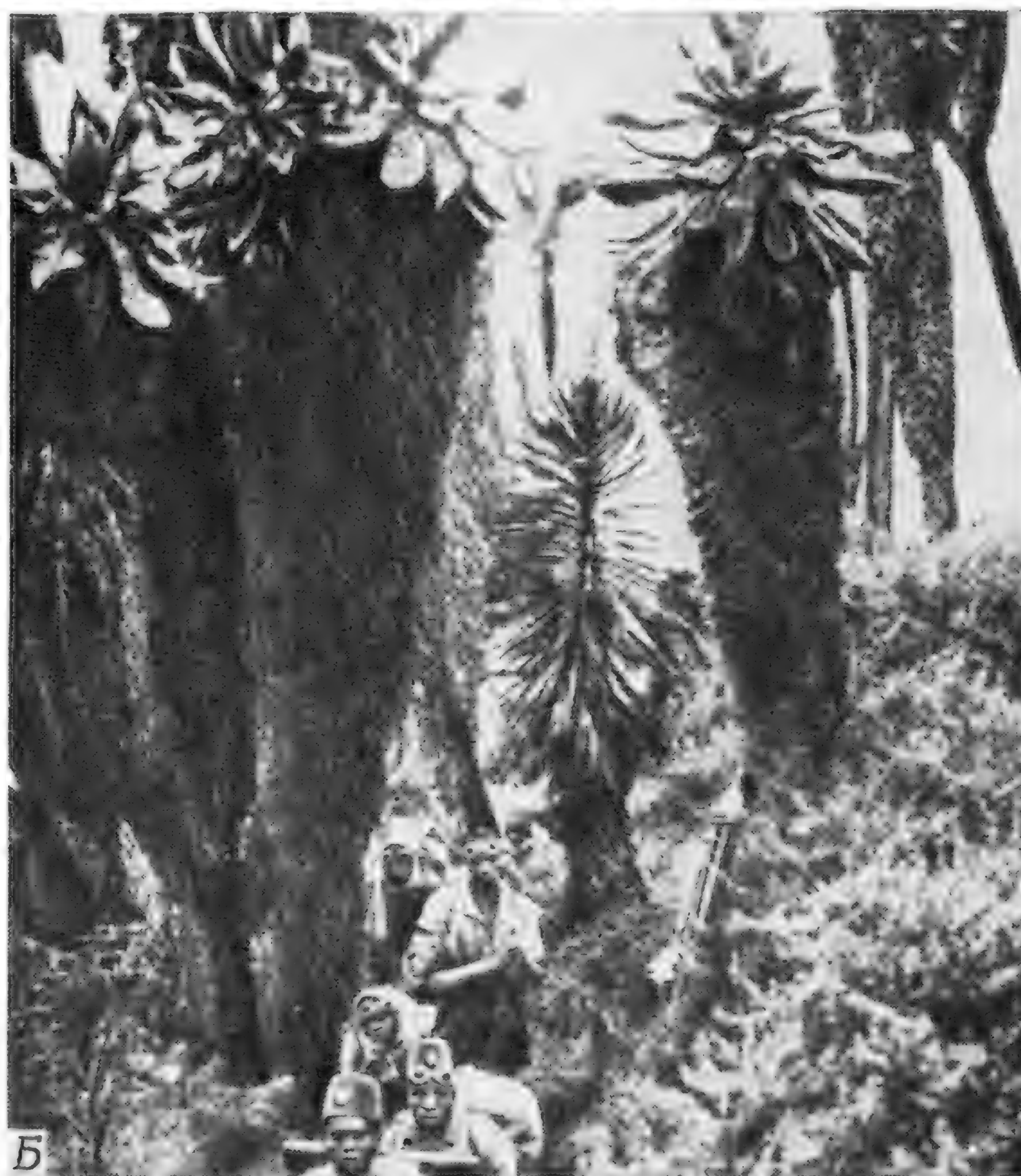


Рис. 612. Гигантские лобелии и сенецио на высоте 5000 м в горах Рувензори в Африке.

ности земли, в особенности на температуру и влажность. Трупы, продукты выделения и экскременты животных влияют на состав почвы. Многие животные, например дождевые черви и роющие грызуны, изменяют текстуру почвы. Травоядные животные влияют на растительность.

Ввиду этих сложных взаимодействий описанное выше распределение растительности и животных характеризует лишь состояние биосферы на данный момент. Распространение живых организмов не постоянно; оно изменялось на протяжении геологической истории и продолжает изменяться на наших глазах. Ископаемые находки показывают, что в разные периоды на Земле существовали различные растения и животные и что формы, сохранившиеся от прошлых эпох, так же как и их потомки, обитают сейчас в иных географических областях, чем прежде. Многие из этих изменений были вызваны изменением климата. Значительные климатические изменения на обширных территориях, способные повлиять на границы распространения видов и видовой состав биомов, обычно происходят медленно и в течение длительного времени. В прошлом они были связаны с образованием горных систем, опусканием и поднятием уровня морей и оледенениями. В третичном периоде, например, климат на всем земном шаре был тропическим и отличался постоянством. Климат четвертичного периода, с плиоцена до современной эпохи, характеризовался оледенением околополярных областей, следствием которого были крутые климатические градиенты между полюсами и экватором. Многочисленные группы цветковых растений возникли в период, отличавшийся мягким, влажным, более или менее постоянным климатом. Рельеф нашей планеты был в то время менее расчлененным, а условия среды — более однородными. С изменением мирового климата растительность стала испытывать воздействие резко неблагоприятных условий, многие формы вымерли, возникли новые виды и географическое распространение организмов начало отражать климатическую неоднородность разных областей.

Современное распространение организмов частично отражает также историю жизни; в особенности это относится к распространению животных. Климат и растительность сами по себе не дают объяснения, почему некоторые животные встречаются в одной области и отсутствуют в другой, в экологическом отношении, по-видимому, столь же подходящей для них. Экологические соображения также не позволяют объяснить, почему изолированные друг от друга однотипные местообитания иногда заняты

близкими, но не идентичными видами животных. Существуют различные зоогеографические области, особенности которых можно понять только на основе их истории.

Перечислим основные зоогеографические области и некоторых характерных для них животных (рис. 613 и 614): *неарктическая область* (волк, американский лось, олень карибу, снежная коза, мускусный овцебык, бизон, дикобраз); *палеарктическая область* (северный олень, зубр, хорек, еж); *неотропическая область* (обезьяны-ревуны, водосвинка, тапир, ленивец, морская свинка, броненосец); *эфиопская область* (африканский слон, горилла, жирафа, зебра, антилопы гну и пала); *восточная область* (индийский слон, тигр, гиббон, индийский буйвол); *австралийская область* (главным образом сумчатые — кенгуру, вомбат, коала; утконос). Некоторые особенности распространения животных связаны с тем, что на протяжении геологической истории изменялись сухопутные связи между континентами, так что определенные пути для расселения животных были в одни периоды открыты, а в другие — закрыты.

Изменения внешней среды, превосходившие по своей длительности время жизни того или иного организма, приводили к генетическим изменениям. Формы, неспособные выдержать перемену условий, вымирали. Таким образом, приспособление происходило на уровне популяций, генетический состав которых изменялся под действием естественного отбора. При достаточно долговременном изменении климата возникали новые виды.

Локальные изменения местообитаний происходят непрерывно; они обусловлены не столько прямым влиянием климата, сколько воздействием на среду самих организмов и такими местными и сравнительно быстрыми физическими процессами, как, например, заиление реки, наступление песчаных дюн или извержение вулкана; к радикальному изменению среды может приводить деятельность человека — выжигание им растительности, чрезмерно интенсивное использование пастбищ, плохое ведение сельского хозяйства, лесозаготовки, строительство на обширных территориях, устройство бетонных и асфальтовых покрытий (городские улицы, шоссе, стоянки автомашин, взлетные и посадочные полосы аэродромов), осушение болот, устройство земляных дамб в эстуариях и портах, постройка плотин, орошение пустынь и всевозможного рода загрязнение окружающей среды.

Изменение местообитаний под действием самих организмов — явление вполне естественное. Растительный покров, например, влияет



Рис. 613. Млекопитающие, характерные для различных зоогеографических областей Нового Света.

1 — карибу (дикий северный олень); 2 — снежная коза; 3 — мускусный овцебык; 4 — вилорогая антилопа; 5 — древесный дикобраз; 6 — бизон; 7 — ривун; 8 — кинкажу (цепкохвостый медведь); 9 — ленивец; 10 — муравьед; 11 — водосвинка; 12 — тапир.



Рис. 614. Млекопитающие, характерные для различных зоогеографических областей Старого Света.

1 — еж; 2 — хорек; 3 — зубр; 4 — северный олень; 5 — дикий осел; 6 — архар; 7 — тигр; 8 — трубкозуб; 9 — африканский слон; 10 — зебра; 11 — жирафа; 12 — антилопа гну; 13 — горилла; 14 — бинтуронг; 15 — гиббон; 16 — индийский тапир; 17 — индийский буйвол; 18 — индийский слон; 19 — бандикут; 20 — сумчатая летяга; 21 — австралийская дикая кошка; 22 — коала; 23 — вомбат; 24 — кенгуру.

на освещенность, движение воздуха, влажность и температуру в расположенной под ним зоне. Здесь накапливаются растительные остатки, влияющие на сток дождевой воды, температуру самой почвы и образование гумуса. Все это отражается на формировании почвы, на ее водном балансе, содержании питательных веществ, pH и аэрации. Эти изменения сказываются на организмах, жизнь которых непосредственно зависит от почвенной среды, и они в свою очередь влияют на другие организмы. Таким образом, каждый организм прямо или косвенно изменяет окружающую его среду. Местообитание обычно становится менее благоприятным для тех самых организмов, которые вызвали его изменение, и тогда их вытесняют другие организмы, более приспособленные к создавшимся условиям.

377. СУКЦЕССИИ

Как видно из сказанного выше, ни одно сообщество организмов не бывает вполне стабильным. Например, у многих видов последовательные поколения перекрываются во времени, так что погибающие особи непрерывно замещаются другими. Если в результате гибели организмов «освобождается» пространство, свет и почва, может произойти вторжение на данный участок разных других видов. Подобного рода изменения не случайны: при данных климатических условиях их можно предсказать заранее. В сходных местообитаниях существуют сходные сообщества, и в случае их изменения различные виды обычно сменяют друг друга в определенной последовательности, которую называют *сукцессией*.

Сукцессии обусловлены двумя группами причин, действующими одновременно: изменениями, вызываемыми жизнедеятельностью самих организмов (т. е. биотическими факторами), и факторами физической среды.

Различают два вида сукцессий. *Первичная сукцессия* начинается всякий раз, когда по тем или иным причинам образуется голый грунт без почвы — скалы, каменистые осыпи, застывшие потоки вулканической лавы или песчаные дюны. Условия в таких местах непригодны для большинства растений, а следовательно, и для животных. Растения, которые могли бы здесь обосноваться, должны быть приспособлены к отсутствию почвы и недостатку влаги. Первыми появляются мхи и лишайники; за ними следуют неприхотливые однолетние травы, затем двулетние и многолетние растения, кустарники и, наконец, деревья. Течение этого процесса определяется скоростью накопления почвенного

слоя и повышения влажности. Одним из самых ярких примеров служит сукцессия, начавшаяся после извержения вулкана, которое произошло на острове Кракатау (Индонезия) 7 августа 1883 года. Большая часть острова исчезла, а небольшой сохранившийся участок был покрыт 60-метровым слоем горячего вулканического пепла. Все живое было уничтожено. Год спустя на острове уже нашли небольшое количество травянистой растительности и один вид пауков. В 1908 году здесь обитали 202 вида животных; в 1919 году был найден 621 вид, а в 1934 году — 880 видов. В то время там уже рос молодой лес. Другой классический пример относится к песчаным дюнам у озера Мичиган. Песок представляет собой измельченную каменистую породу, перенесенную ветром или водой. Озеро Мичиган первоначально занимало большую площадь, и по мере его отступления обнажалось песчаное дно. Процесс колонизации этих голых песков живыми организмами представлен на рис. 615, отражающем сукцессию растительности и животного мира.

Первичная сукцессия наблюдается также в водоемах. Если на голом грунте она приводит к постепенному накоплению влаги, в водоемах она обычно приводит к уменьшению количества воды. Этот процесс усиливается по мере уменьшения глубины водоема. Типичные сукцессии такого рода показаны на рис. 616 и 617. Первыми появляются подводные растения. Ближе к берегу, на более мелких участках, можно видеть формы с плавающими листьями. В еще более мелких местах растут ситники, тростник и рогоз, а дальше идет зона кустарников. Таким образом, открытый водоем окружают концентрические кольца растительности, соответствующие различным стадиям сукцессии: каждое сообщество наращивает дно путем отложения растительных остатков, в результате участок мелеет и создаются условия для вторжения форм, представляющих следующую стадию. Сукцессия продвигается к центру водоема, в конце концов превращая его в торфяное болото, а еще позже — в обычный лес.

Вторичная сукцессия происходит на месте существовавших ранее сообществ, которые были искусственно разрушены, но почва и некоторые организмы сохранились. Типичным случаем является сукцессия на заброшенных сельскохозяйственных землях. Один пример такой сукцессии представлен в табл. 18 и на рис. 618; другой пример — на рис. 619.

Сукцессия может быть очень сложной, так как отдельные стадии иногда выпадают, частично совмещаются или, наоборот, бывают растянуты во времени. К тому же человек постоянно

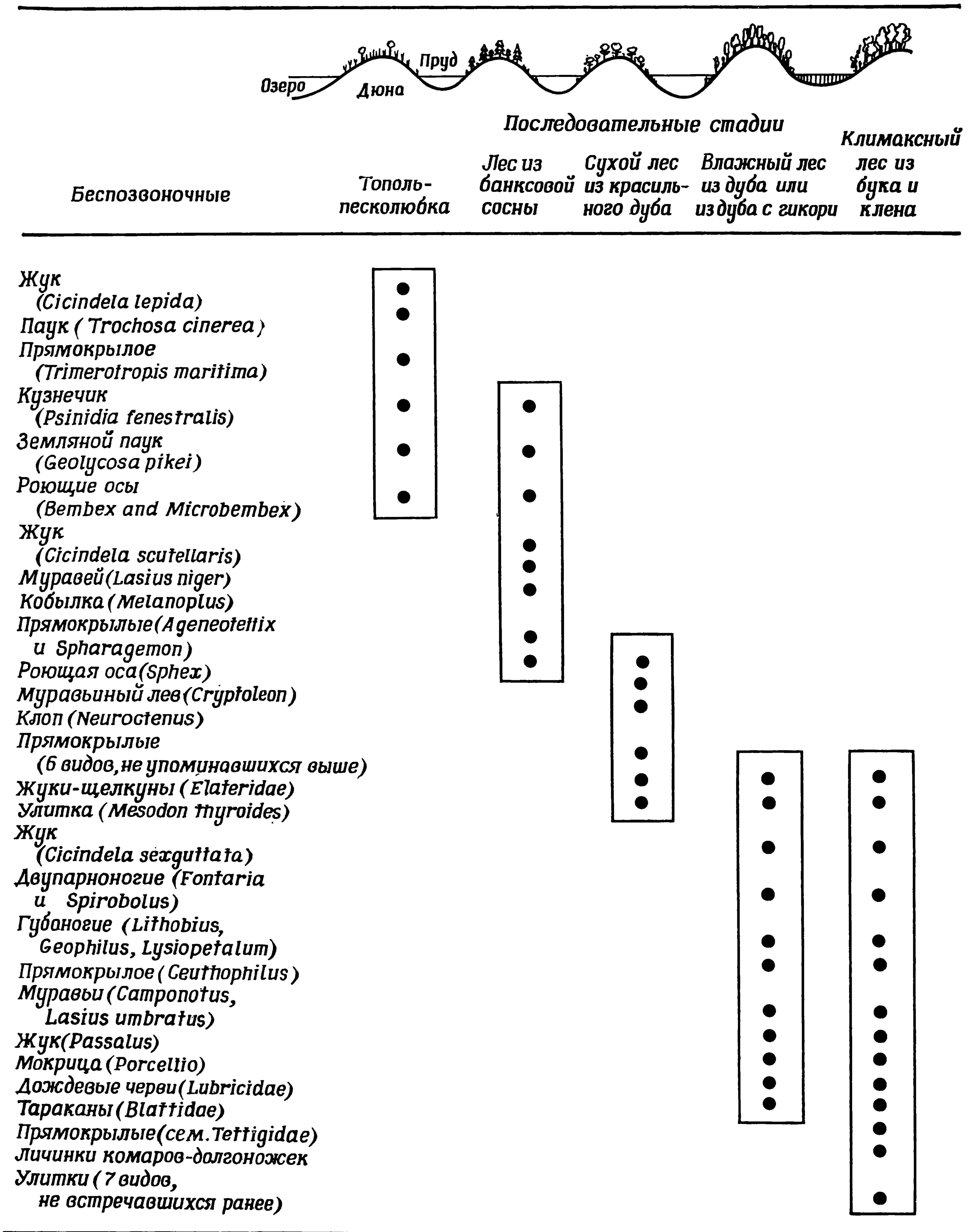
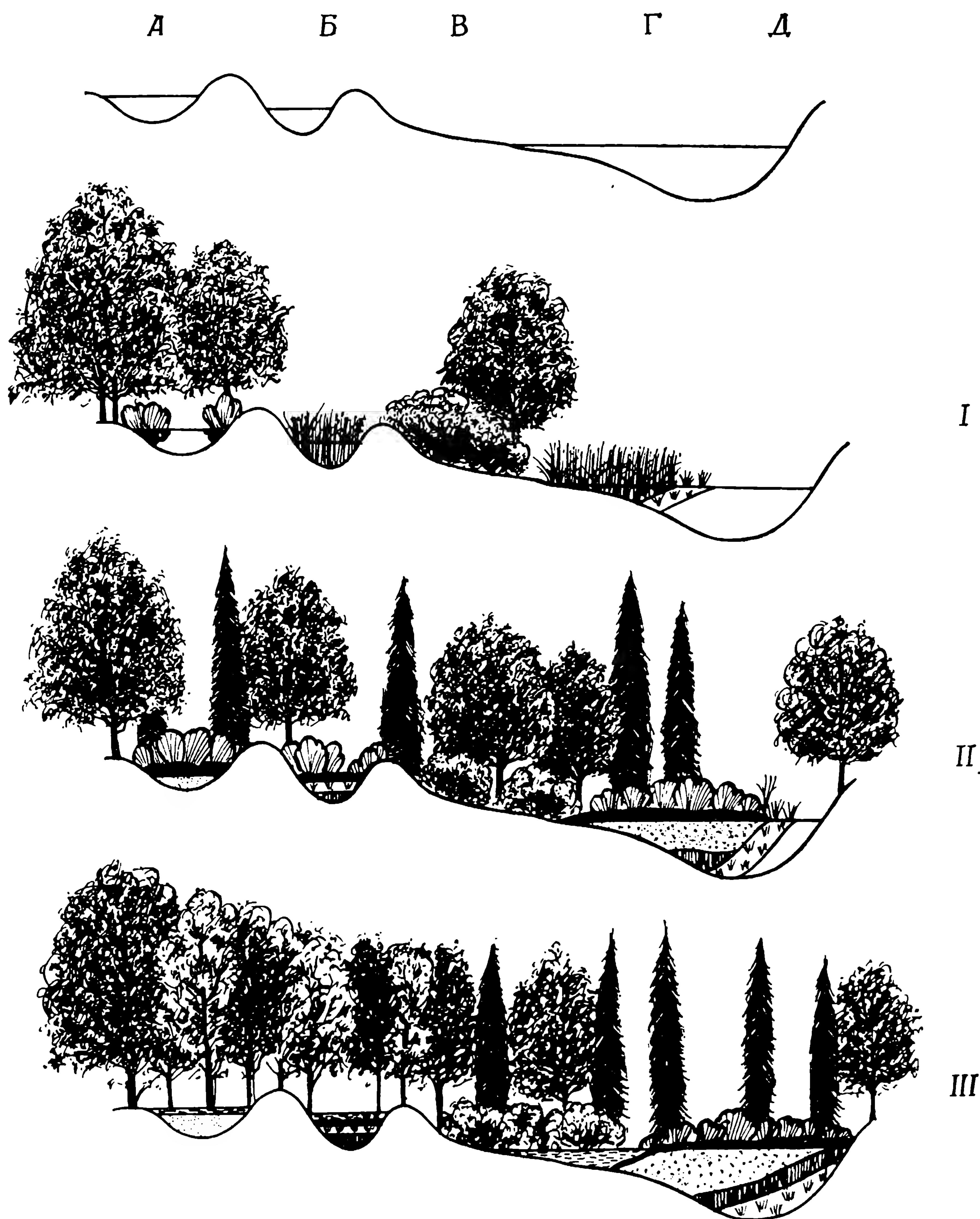
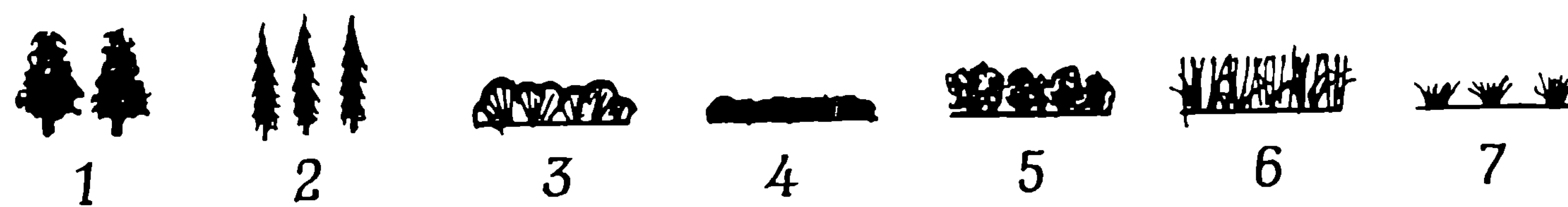


Рис. 615. Экологическая сукцессия растительности и фауны позвоночных на дюнах у озера Мичиган.



Растительность



Торф



Рис. 616. Схема вероятной эволюции болот на Канадском щите (Северная Америка).

Показаны последовательные процессы (сверху вниз), происходящие при закрытом дренаже (А, Б) и при более свободном просачивании воды в сочетании с действием ветров (В, Г, Д). На схеме не показано накопление материала, приносимого водой, в главном углублении (Д) и в других местах (которое начиналось бы еще на стадии II); более глубокие части водоемов заполнялись бы этим материалом до и после продвижения растительности с периферии. 1 — деревья-мезофиты; 2 — деревья-гигрофиты; 3 — вереск; 4 — сфагнум; 5 — кустарники-мезофиты; 6 — ситники; 7 — о́сока; 8 — ситниковый; 9 — о́соковый; 10 — сфагновый; 11 — древесный.

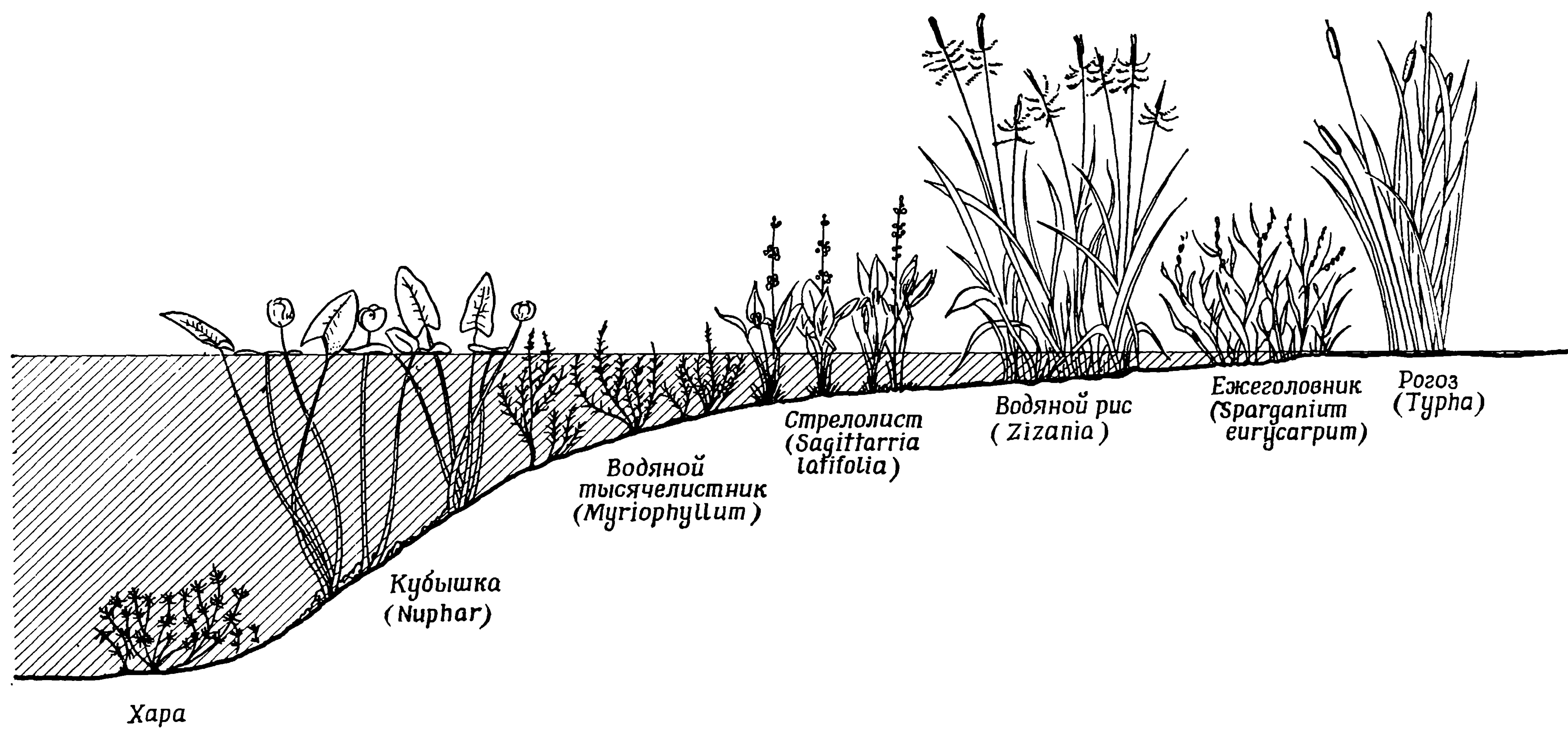


Рис. 617. Зоны растительности у берега пруда или реки.
Обратите внимание на изменение растительности с глубиной.



Рис. 618. Вторичная сукцессия на заброшенной земле, где ранее выращивали хлопчатник, кукурузу и т. п. (возвышенность в районе Пьемонта на юго-востоке США).
Указаны главные доминирующие растения на различных стадиях.

прерывает сукцессии путем выжигания растительности, вырубки леса, выпаса скота, распашки земель и строительства городов. Но если данный участок предоставлен самому себе, то в конце концов в нем создается более или менее стабильное *климаксное* сообщество.

Без вмешательства извне дальнейших изменений в таком сообществе уже не происходит. Сукцессия завершилась — наступило равновесие между живыми организмами (фауной и флорой) и окружающей средой. Такого рода *кли-*

макс достигается, вероятно, потому, что уже не существует видов, которые могли бы вытеснить формы, занимающие данное местообитание. Сложившееся сообщество способно переносить условия, которые оно само для себя создало, и может сохраняться неопределенно долгое время. Потенциально климакс определяется местными климатическими условиями. При отсутствии других лимитирующих факторов все сукцессии приводят к конечному этапу, определяемому климатом. Тундра, тайга, саван-

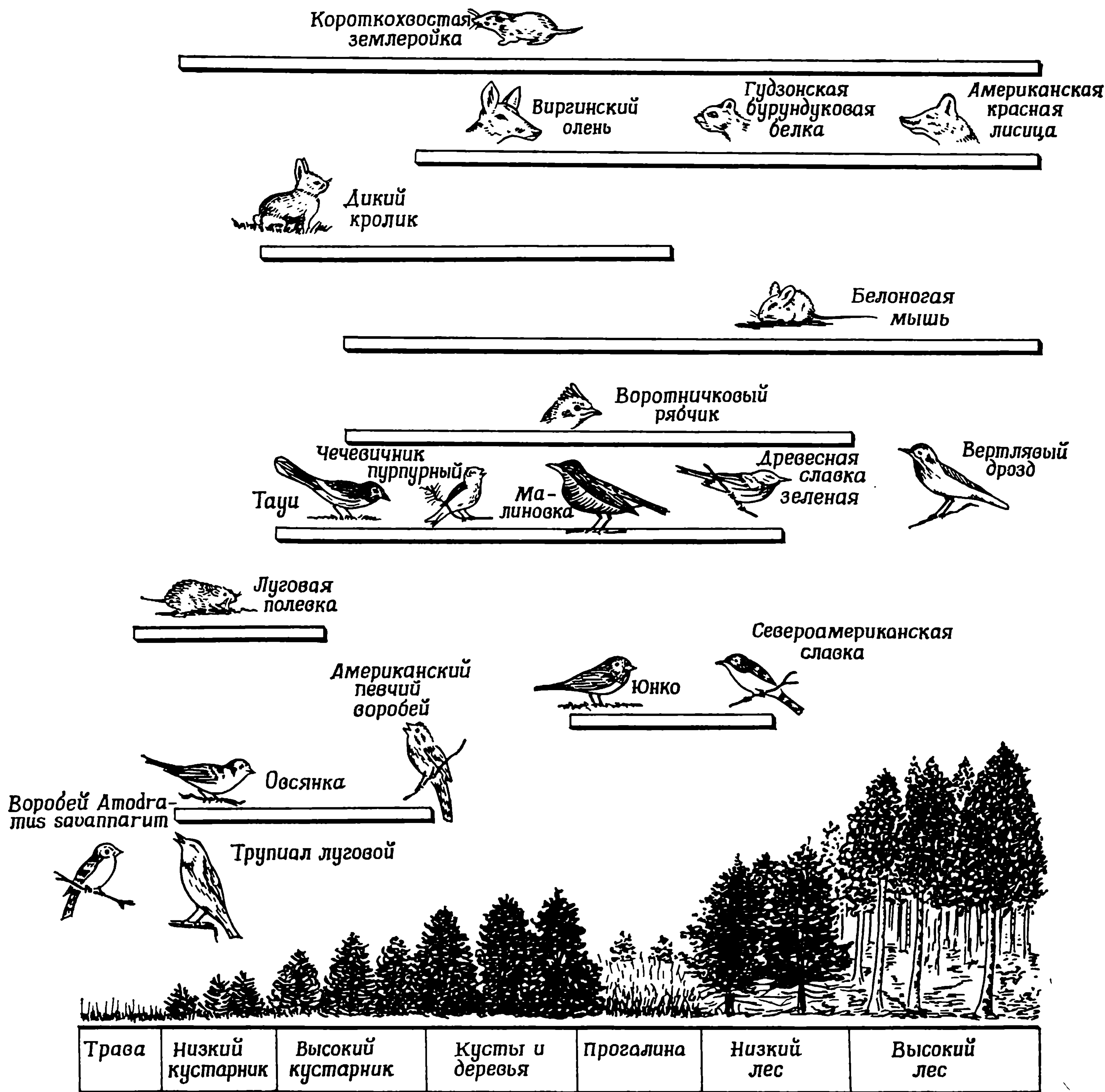


Рис. 619. Сукцессия растительности и фауны в посадках хвойного леса в центральной части штата Нью-Йорк.

По мере изменения густоты стояния деревьев и их высоты одни виды исчезают, а другие появляются; некоторые виды встречаются на всех стадиях.

на и т. д. — все это «климатические» климаксные биомы. Но, как мы уже говорили, реальная возможность произрастания тех или иных растений в данном климате зависит от почвенных условий. Поэтому хотя все сукцессии в данной климатической области стремятся к одному и тому же климаксу, однако тип почвы, рельеф местности и расположение водоемов могут помешать сукцессии дойти до конца; подобного рода климакс называют почвенным или *эдафическим*. По мнению некоторых исследователей, все сукцессии в данном районе при наличии достаточного времени придут к одному и тому же

климаксу (*моноклимаксная теория*). По мнению других, такая возможность существует лишь теоретически — в реальных условиях сукцессии прекращаются, достигая различных эдафических климаксов (*поликлимаксная теория*); пример такой ситуации представлен на рис. 620.

378. МОРСКИЕ МЕСТООБИТАНИЯ

Атмосферу нельзя считать подлинным местобитанием каких-либо живых существ. В ней летают птицы и насекомые, а также семена, спо-

ТАБЛИЦА 18

Изменение численности различных воробьиных птиц на разных стадиях сукцессии, представленной на рис. 618

Доминирующая растительность	Травы (не злаки)	Травы (включая злаки)	Травы и кустарники			Сосновый лес		Климаксный лес из дуба и гикори	
«Возраст» сукцессии в изучавшемся районе, годы Виды птиц (плотность популяции которых хотя бы на некоторых стадиях достигала 5 или более)*	1—2	2—3	15	20	25	35	60	100	150—200
Саванный воробей <i>Ammodramus savanna-</i> <i>rum</i>	10	30	25						
Трупнал луговой <i>Sturnella neglecta</i>	5	10	15	2					
Овсянка <i>Spizella pusilla</i>			35	48	25	8	3		
Американская славка <i>Geothlypis trichas</i>			15	18					
Желтогрудая славка <i>Ictera virens</i>			5	16					
Кардинал <i>Richmondia cardinalis</i>			5	4	9	10	14	20	23
Таун <i>Pipilo erythrophthalmus</i>			5	8	13	10	15	15	
Юнко <i>Aimophila aestivalis</i>				8	6	4			
Древесница <i>Dendroica discolor</i>				6	6				
Виреон белоглазый <i>Vireo griseus</i>				8		4	5		
Древесница <i>Dendroica pinus</i>					16	34	43	55	
Танагра <i>Piranga rubra</i>					6	13	13	15	10
Каролинский крапивник <i>Thryothorus lu-</i> <i>dovicianus</i>						4	5	20	10
Каролинская синица <i>Parus carolinensis</i>						2	5	5	5
Славка <i>Poliophtila caerulea</i>						2	13		13
Поползень <i>Sitta pusilla</i>							2	5	
Тиранн <i>Contopus virens</i>							10	1	3
Колибри							9	10	10
Хохлатая синица <i>Parus bicolor</i>							6	10	15
Виреон желтогорлый <i>Vireo flavifrons</i>							3	5	7
Древесница <i>Wilsonia citrina</i>							3	30	11
Виреон красноглазый <i>Vireo olivaceus</i>							3	10	43
Дятел <i>Dendrocopos villosus</i>							1	3	5
Дятел <i>Dendrocopos pubescens</i>							1	2	5
Тиранн <i>Myiarchus crinitis</i>							1	10	6
Дрозд <i>Hylocichla mustelina</i>							1	5	23
Американская кукушка <i>Coccyzus ameri-</i> <i>canus</i>								1	9
Древесница <i>Mniotilta varia</i>									8
Древесница <i>Oporornis formosus</i>									5
Тиранн зеленый <i>Empidonax virescens</i>									5
Всего (вместе с редкими видами, не при- веденными в таблице)	15	40	110	136	87	93	158	239	228

* Число занятых территорий или пар на 100 акров (≈40 га).

ры и мелкие организмы, подхваченные ветром, но все это по существу наземные виды. Наземные местообитания образуют тонкий слой — толщиной самое большее 60 м. В отличие от этого мировой океан занимает около 78% поверхности земного шара, образует слой толщиной в среднем 4000 м и, таким образом, предоставляет для жизни почти в 300 раз больше пространства, чем суша.

Как уже говорилось, океан оказывает глубокое влияние на состояние атмосферы, а атмосферные условия, регулирующие климат, в свою очередь сильно влияют на состояние самого

океана. Взаимодействия между атмосферой и океаном очень сложны. Нас интересуют в данном случае главным образом морские течения. Под действием восточных пассатов к северу и к югу от экватора возникают экваториальные течения, направленные с востока на запад. Подходя к восточным берегам Азии и Америки, эти течения отклоняются к северу и к югу; затем в более высоких широтах они поворачивают на восток, подходят к западным берегам Северной и Южной Америки, Европы и Африки и отсюда снова направляются к экватору. Силы Кориолиса действуют и на морские течения;

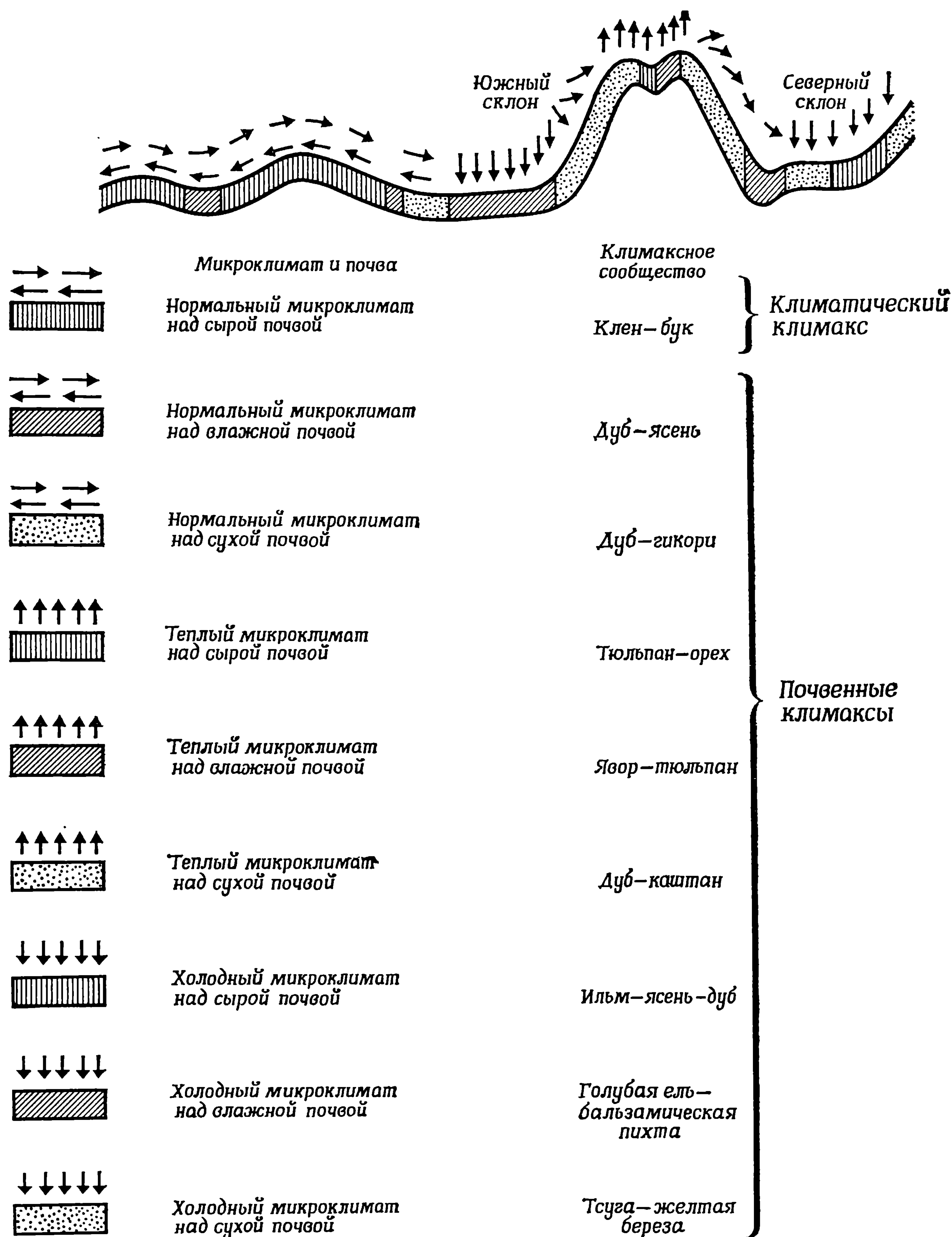


Рис. 620. Климатический климакс и почвенные климаксы в южной части провинции Онтарио (Канада).

в конечном счете возникает циркуляция, направленная в северных частях Атлантического и Тихого океанов по часовой стрелке, а в океанах Южного полушария против часовой стрелки (рис. 621).

Наряду с поверхностными течениями, направление которых непосредственно определяется направлением ветров и расположением преград (материков), существуют также более глубокие течения; эти течения тоже поддерживаются ветрами, но они в значительной мере возникают в результате различий в плотности воды, зависящих от градиентов температуры и соле-

ности. Эти течения в свою очередь создают различия в плотности и солености воды в разных частях океана. В океане имеются слои разной плотности, причем самые плотные слои лежат на самых больших глубинах. Наибольшая плотность воды наблюдается первоначально у поверхности, которая подвержена нагреванию, охлаждению, испарению, замерзанию, здесь выпадают атмосферные осадки, сюда поступает речная вода. В результате всех этих изменений вода, имеющая высокую плотность, опускается на большие глубины. Так, например, в северной части Атлантического океана Гольфст-

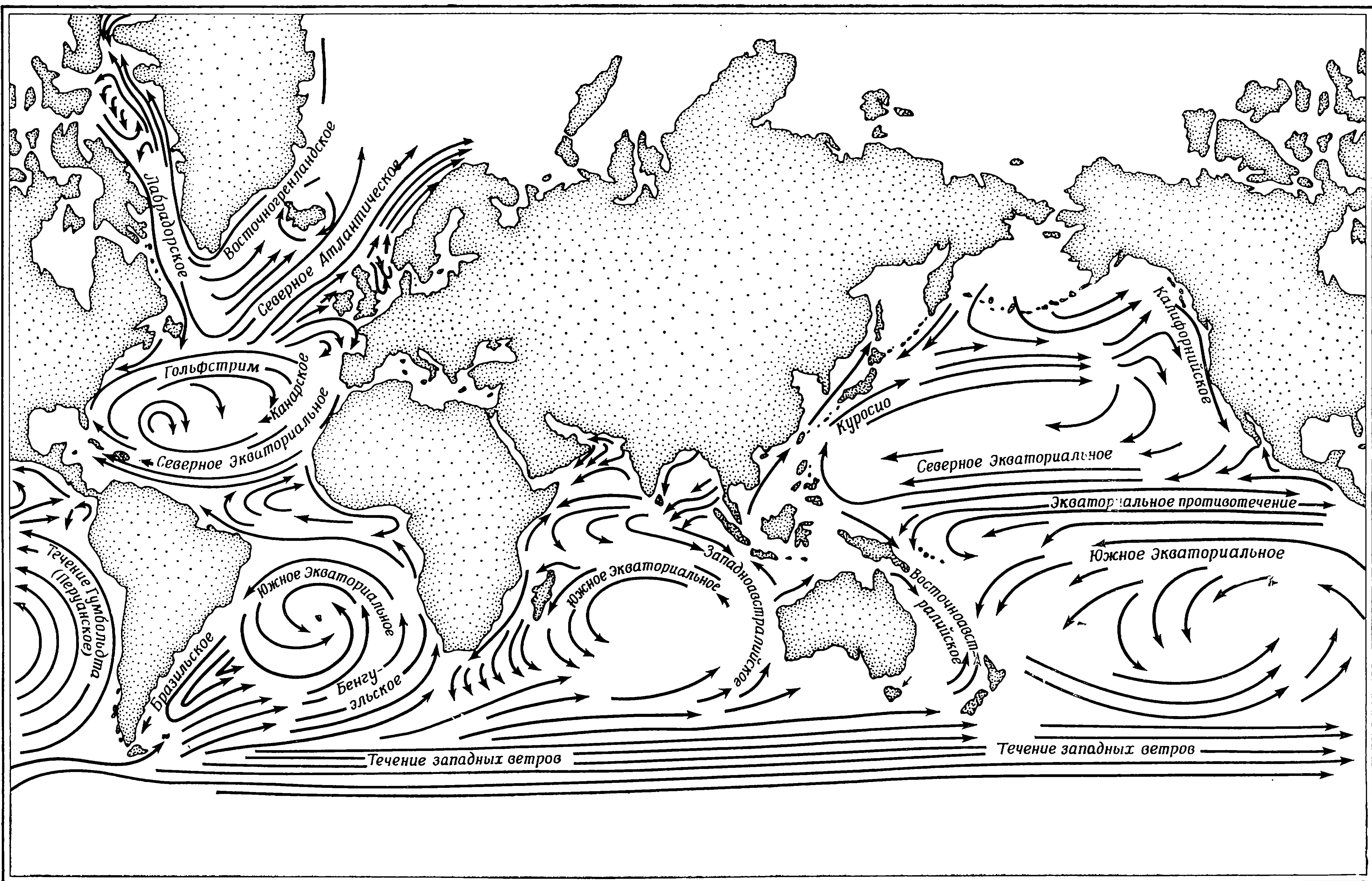


Рис. 621. Карта морских течений,

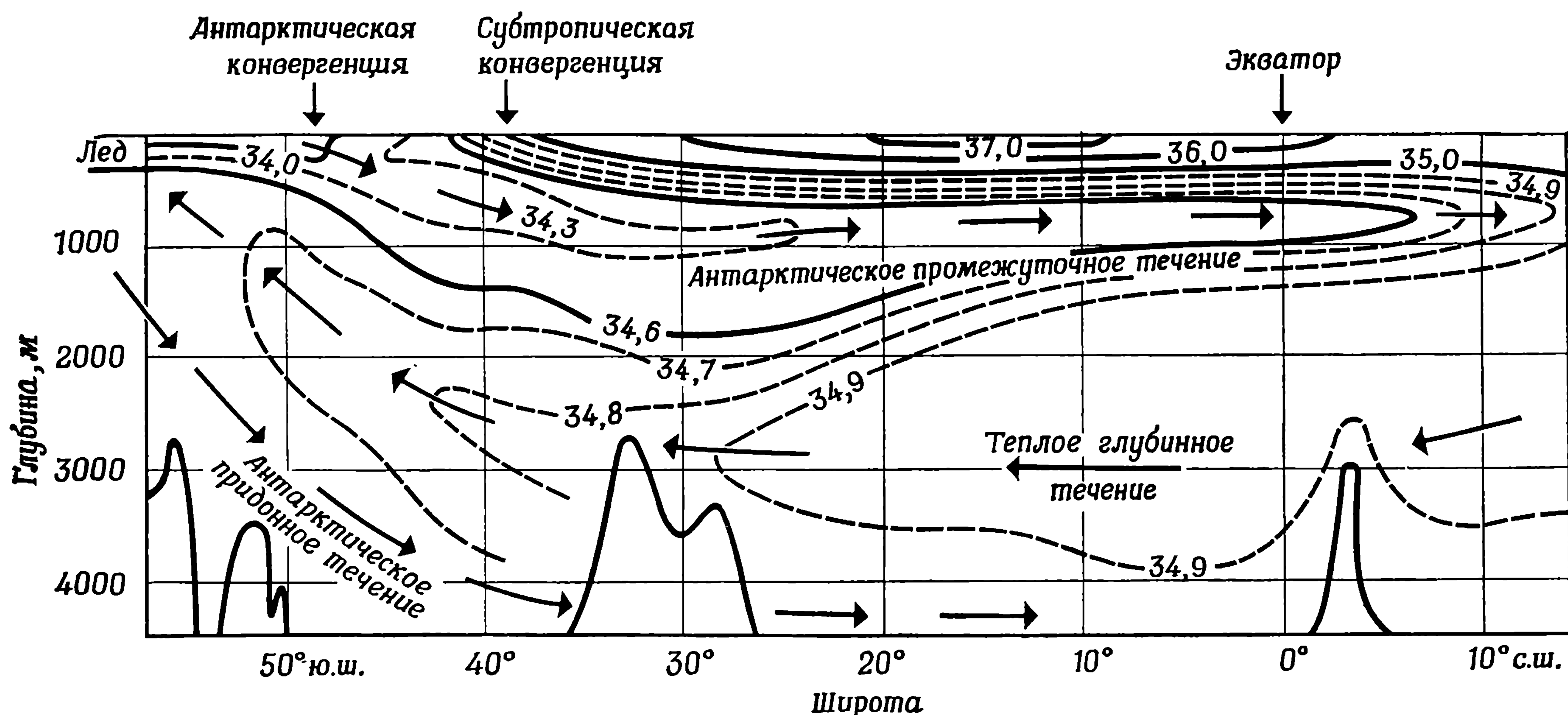


Рис. 622. Разрез Атлантического океана по 30° в. д., от 55° ю. ш. до 15° с. ш.

Указаны соленость воды (от 34 до 37‰) и направления главных перемещений воды на разных глубинах. Как видно из этой схемы, влияние гигантской ледяной шапки Антарктиды распространяется и на Северное полушарие.

рим несет воды с высокой соленостью в район Лабрадора, где они охлаждаются, становятся еще плотнее, опускаются вниз и медленно текут к югу. К ним присоединяются также воды глубинного Средиземноморского течения, выходящего из Гибралтарского пролива. В этом проливе имеется поверхностное течение, направленное с запада на восток; в Средиземном море в результате испарения воды ее соленость повышается; в зимнее время поверхностные воды охлаждаются, погружаются на глубину и вновь направляются в Атлантический океан (по дну). Это течение пересекает экватор и поднимается в районе Антарктиды. Существует также глубинное течение, направленное к северу от Антарктиды. В Индийском и Тихом океанах аналогичной циркуляции нет. В гигантской ледяной шапке Антарктиды льды непрерывно перемещаются в сторону побережья и образуют здесь плавающую кайму, от краев которой откалываются айсберги. В результате таяния айсбергов образуется поверхностный слой холодной, но легкой (из-за низкой солености) воды, который движется к северу. Под ним лежит другой слой — прохладный, но соленый, воды которого опускаются и тоже текут на север. Между этими двумя слоями находится слой теплой воды, движущейся к югу (рис. 622). Проходит не менее 7 лет, прежде чем антарктическая вода достигнет Северного полушария.

Как видно из рис. 621, течения, направленные от экватора (например, Гольфстрим), несут теп-

ло северным широтам, тогда как течения, направленные к экватору (например, Лабрадорское, Калифорнийское и Гумбольдта), приносят в экваториальную область более холодную воду.

Неоднородность морской среды. Хотя моря и океаны образуют непрерывную среду огромного объема, условия здесь отнюдь не однотипны. Море — весьма неоднородная среда. Как на суше местные различия в условиях среды препятствуют равномерному расселению наземных видов, так в море по той же причине не могут равномерно распространиться все морские виды. Главным барьером для расселения морских организмов служат температурные различия. Мировой океан подразделяется на две главные части, одну из которых составляют Атлантический и Северный Ледовитый океаны, а другую — Индийский и Тихий океаны. В южном полушарии эти две части широко сообщаются между собой, тогда как на севере они связаны только узким Беринговым проливом. Теплые участки океанов отделены друг от друга холодными водами у полюсов. Например, теплые Индийский и Тихий океаны соединены между собой, но отделены от теплых вод южной части Атлантического океана холодными областями.

Среди факторов, определяющих распространение морских организмов, первостепенную роль играет *температура воды*. Она меняется в зависимости от места, времени года и глуби-

ны. В полярных и тропических морях температура воды необычайно постоянна. В морях умеренной зоны существуют значительные сезонные различия, но они ограничены главным образом поверхностными слоями и мелководными прибрежными участками. С глубиной температура понижается, и глубинные воды всегда холодные. Организмы, способные жить лишь в теплой воде, встречаются только в двух изолированных теплых районах — атлантико-арктическом и индийско-тихоокеанском, причем их видовой состав в этих двух областях различен. В отличие от этого животные, переносящие холод и большую глубину, имеют непрерывное распространение, так как глубже 2000 м температура воды почти нигде не превышает 3° С. Глубина служит препятствием для расселения животных, способных переносить лишь давления, характерные для материковой отмели; эти животные могут распространяться и заселять все прибрежные области, пока не натолкнутся на температурный барьер. Обитатели открытого моря, способные выживать в широком диапазоне температур, могут встречаться по всему земному шару. Среди млекопитающих к таким животным относятся только некоторые виды кашалотов, косаток и других китов. Массивы суши служат препятствием для расселения морских животных, если не считать самых сильных пловцов, способных огибать материки, а рельеф морского дна может ограничивать распространение донных форм.

Различия в *солёности* также создают неоднородность морской среды. Ярким примером могут служить «соляные ямы» в департаменте Нижней Луары (Франция), где устроены испарительные бассейны для добычи соли, соединенные с морем каналами. В самих каналах обитают 2 вида немертин, 4 вида двустворчатых моллюсков, 9 видов брюхоногих моллюсков, 6 видов кольчатых червей, один краб и 9 видов бокоплавов (Amphipoda) и равноногих рачков (Isopoda). В первом испарительном бассейне найдены 3 вида турбеллярий, 3 вида двустворчатых и 7 видов брюхоногих моллюсков, 6 видов кольчатых червей, один краб, одна креветка и 7 видов бокоплавов и равноногих. Во второй группе бассейнов встречаются 2 вида кольчатых червей и по одному представителю турбеллярий, крабов, равноногих и бокоплавов. В следующей серии бассейнов обитает лишь одна турбеллярия и один кольчатый червь; наконец, в той зоне, где непосредственно осаждается соль, живет только рачок артемия (*Artemia salina*).

Хотя море — самая обширная из жизненных сред на Земле, оно вместе с пресными водоема-

ми содержит всего лишь одну пятую всех видов животных, населяющих нашу планету; однако разнообразие форм здесь исключительно велико. Основные сообщества морских организмов распределяются в соответствии с температурой, глубиной и солёностью. Их можно разделить на две главные группы: тропические и полярные морские сообщества. Граница между теми и другими нечеткая, к тому же она перемещается в зависимости от времени года. Численность организмов достигает максимума в тропических водах, а по направлению к северу постепенно снижается.

Для тропических сообществ характерно большое число различных видов, однако каждый вид представлен меньшим числом особей. Кроме того, *вертикальное распределение сообществ* в тропиках иное, чем в других областях; обитающие в поверхностных слоях организмы проникают на большую глубину, поэтому их плотность у поверхности понижена. В связи с этим здесь меньше морских птиц, добывающих пищу в верхнем слое воды, и совсем нет ластоногих. Чрезвычайно многочисленны медузы и фораминиферы. Другие группы организмов, встречающихся в холодных водах, весьма обильно представлены и в теплых морях. Из важнейших местообитаний, характерных для тропических морей, следует отметить *коралловые рифы* и *мангровые болота*. Распространение коралловых рифов строго ограничено температурными условиями. Коралловые полипы процветают при среднегодовых температурах воды не ниже 23,5° С; при температуре ниже 20° С заметного образования рифов не происходит. Там, где к берегу поднимается холодная вода с глубины (например, у западных берегов Северной и Южной Америки и Африки), рифов нет совсем (рис. 623). Разумеется, в тех местах, где нет подходящего дна, рифы отсутствуют и при благоприятных температурных условиях; кроме того, для их образования нужны прозрачная вода, высокая солёность и глубины не более 50 м.

Коралловые рифы (в построении которых важную роль могут играть также водоросли сем. Corallinaceae и фораминиферы) служат местообитанием для обширных и поистине удивительных сообществ растений и животных. Большой Барьерный риф у берегов Австралии — один из самых богатых жизнью участков моря во всем мире.

В тропиках повсюду, где есть заболоченные прибрежные участки моря с рыхлым, богатым органическими веществами илом, образуются *мангровые болота*. Доминирующими растениями здесь являются мангровые деревья, для ко-

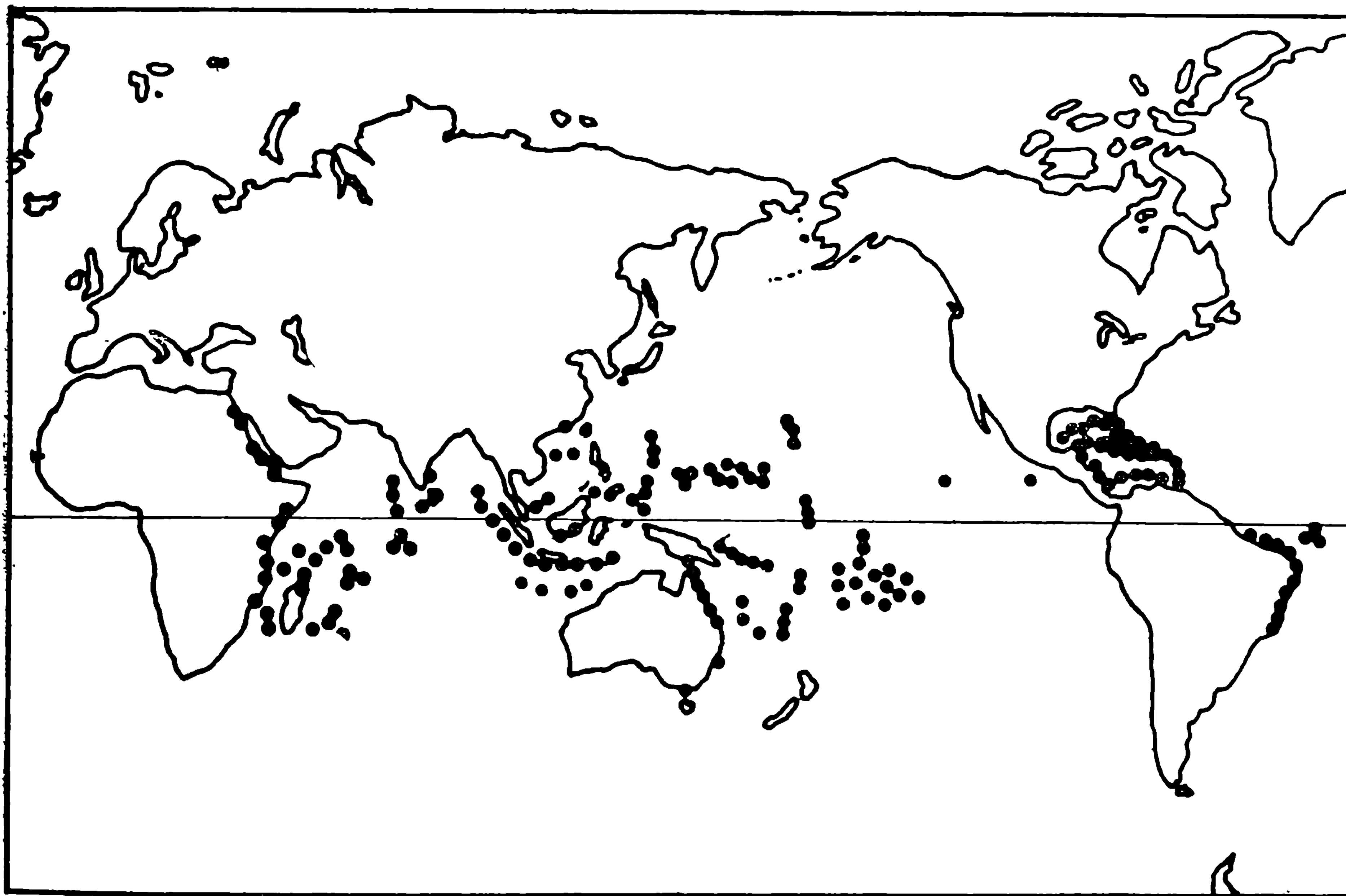


Рис. 623. Распространение рифообразующих коралловых полипов (места, где эти полипы встречаются, но не образуют рифов, не отмечены).

торых характерны ветвящиеся придаточные корни (рис. 624). По мере роста дерева эти корни растут от его ветвей вниз, в воду, где закрепляются в илистом дне; они задерживают приливные течения, так что здесь накапливается детрит и постепенно образуется слой почвы до верхнего уровня приливов.

Сообщества полярных морей характеризуются небольшим числом видов. Там, где море зимой замерзает, водоросли и сидячие формы животных у береговой линии отсутствуют. В Северном Ледовитом океане дрейфующие льды срывают со скалистых берегов все живое. В полярном планктоне очень мало свободноплавающих личинок, но зато множество диатомовых водорослей. Видов веслоногих немного, но каждый вид представлен огромным числом особей. Поверхностный слой воды в полярных морях очень богат жизнью; прямое следствие этого — многочисленность морских птиц и хищных млекопитающих.

Там, где прибрежные участки отделены от открытого океана выступами суши и образуют небольшие моря, бухты и заливы, физические условия определяются ограниченным обменом воды между данным участком и открытым морем. Здесь может существенно изменяться соленость. В тропиках соленость таких участков повышена вследствие усиленного испарения воды. В полярных районах она, наоборот, понижена из-за слабого испарения и добавления пресной воды, образующейся при таянии льда.

В открытом море на глубине 300 м содержание соли повсюду составляет около 35‰ (3,5%). В западной части Балтийского моря оно снижено до 12‰ , а в Финском заливе — до $0,6\text{‰}$ вследствие притока речной воды. В Средиземном море, где речной сток невелик, соленость воды повышена в западном конце до 37‰ , у Крита — до $39,5\text{‰}$, а у берегов Сирии — до 40‰ ; в Красном море, лишенном источников пресной воды, она достигает $46,5\text{‰}$.

Главными факторами, ограничивающими распространение морских организмов, являются температура, соленость, состав минеральных солей, давление и (для растений) свет. Разные организмы обладают различной выносливостью к изменениям каждого из этих факторов. Для морских организмов диапазон переносимых колебаний температуры, как правило, уже, чем для наземных форм; примером могут служить кораллы, способные жить лишь в достаточно теплых водах. Очень трудную проблему ставят перед морскими животными изменения солености. У многих из них кровь изотонична морской воде; поэтому они не испытывают никаких затруднений с водным балансом, пока концентрация солей в воде остается в некоторых определенных границах. Но если они попадут в условия повышенной солености, то организм начинает терять воду; напротив, в местах с пониженной соленостью такие животные всасывают воду из окружающей среды. Но если животное обладает надлежащим регу-

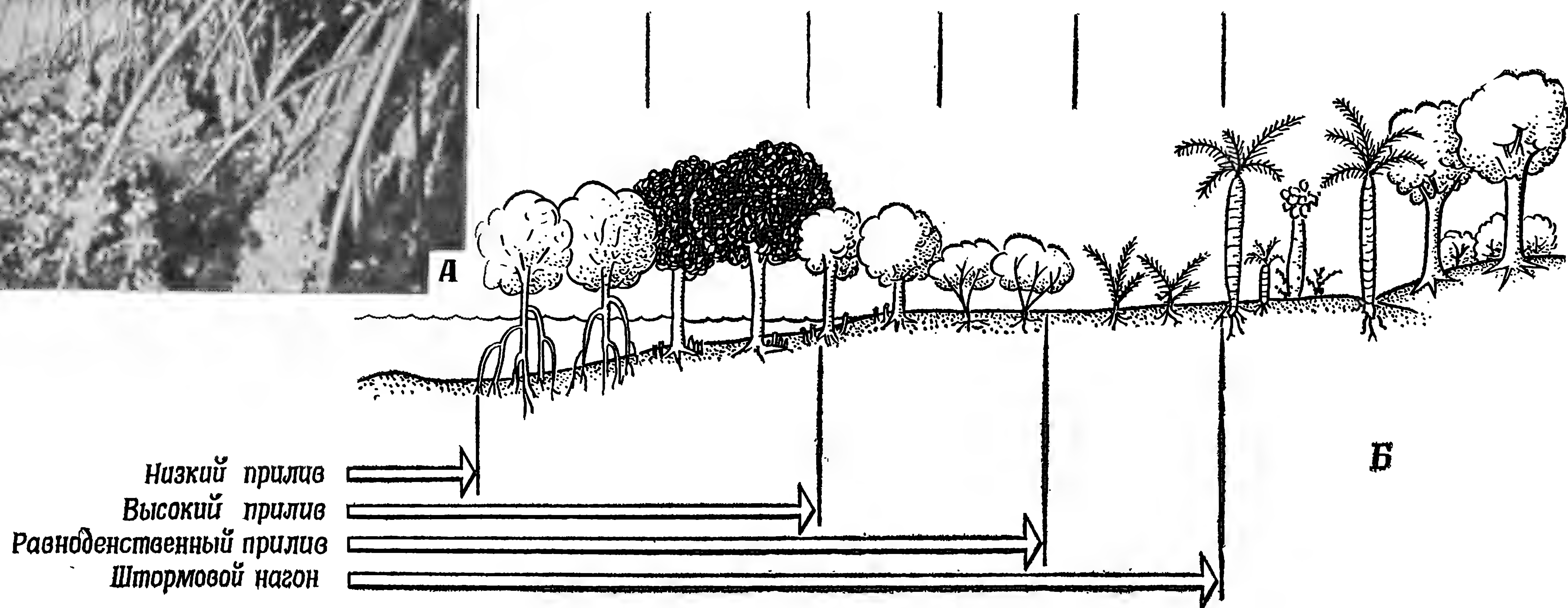


Рис. 624.

А. Мангровые деревья *Rhizophora mangle* на западном побережье Флориды во время отлива. Обратите внимание на придаточные корни, которые способствуют отложению ила и служат субстратом для прикрепления морских организмов. Б. Зоны тропического мангрового болота. Между уровнями низкого прилива и штормового нагона показаны пять зон (называемых по доминирующим растениям): *Rhizophora*, *Avicennia*, *Laguncularia*, *Hibiscus* и *Acrostichum*.

ляторным механизмом, например почками, которые удаляют избыточную воду, или органами (например, жабрами), которые секретируют наружу излишнюю соль, или, наконец, если оно просто способно выносить изменения концентрации своей крови, то оно сможет выживать при различной солености воды. Такие организмы называют *эвригалинными*. Наибольшей стойкостью к изменениям солености обладают виды, обитающие в солоноватых водах, а также те, которые периодически мигрируют из моря в пресные водоемы (угри, лососи и т. п.). Если же у животного нет осморегуляторных механизмов и оно не переносит изменений в концентрации различных веществ в крови, то оно может жить лишь в очень узком диапазоне изменений солености. К этой категории так называемых *стеногалинных* организмов относится большинство морских животных, особенно обитателей открытого моря.

Очень важное значение имеют *минеральные соли*, в первую очередь нитраты и фосфаты. Концентрация этих солей сильно варьирует в различных областях моря и в разное время года. Их непрерывно смывает в море вода, стекающая с суши, где они либо входят в состав коренных пород, либо образуются в результате жизнедеятельности наземных организмов. Значительная часть этого материала обычно оседает на дно моря. В тех районах, где холодная вода из глубин поднимается к поверхности (например, у западных берегов Калифорнии, Перу и Португалии), она выносит наверх важные для растений минеральные вещества. У побережья Перу значительная часть нитратов и фосфатов образуется из многих тонн гуано, ежегодно оставляемых на скалистых островах и мысах тысячами птиц, питающихся рыбой. Благодаря восходящему току воды около берегов этот материал не опускается на большие глубины и поэтому вполне доступен фитопланктону. В этих местах биологическая продуктивность моря очень высока, о чем свидетельствуют богатые уловы тунца и сардин.

Наконец, для фотосинтезирующих организмов важнейшим лимитирующим фактором является *свет*. Вертикальное распространение этих организмов строго ограничено глубинами, на которые может проникать достаточное количество света с подходящими длинами волн. Ультрафиолетовые и красные лучи быстро поглощаются у самой поверхности, а зеленые и синие проникают на большую глубину. Человеческий глаз еще улавливает свет на глубине около 500 м; чувствительные фотопластинки регистрируют его на глубине до 1000 м; ниже этого уровня царит полная тьма.

Океан можно подразделить на три главные области: поверхность раздела между водой и воздухом, поверхность раздела между водой и твердой земной корой (берег и дно) и огромная масса воды между этими двумя поверхностями. Так как океан представляет собой очень толстый слой трехмерной среды, он создает больше возможностей для различий по вертикали, чем суша; это отражает четкая *вертикальная зональность* морской фауны и флоры. Там, где море омывает края материков, находится зона мелководья (глубины до 200 м) — континентальный шельф, или материковая отмель. Между крайними уровнями прилива и отлива лежит *литоральная* (приливная) зона, дно которой периодически обнажается; за нею расположена *сублиторальная* зона, а дальше идет *открытое море*. Слой воды в открытом море, в который проникает достаточно света для того, чтобы мог происходить фотосинтез, называется *эвфотической зоной*.

Ниже лежат темные глубинные области — *батиаль* и *абиссаль*, куда свет не проникает вовсе. Во всех этих зонах имеются сообщества организмов, обитающих на дне (*бентос*) и в толще воды (*пелагические* организмы) (рис. 625).

Прибрежная область моря — одно из самых продуктивных и интересных из всех местобитаний на земном шаре. Это область резких колебаний температуры, смены водной и воздушной среды (в литоральной зоне); она подвергается действию приливов, иногда в сочетании со штормовыми нагонами, прибоем и сильными течениями, распространяющимися на значительную глубину. Силы притяжения Луны и Солнца (каждая по отдельности) вызывают прилив гидросферы на противоположных сторонах Земли. Деформация земной коры при этом невелика, но уровень океана значительно повышается. «Горб», обращенный к Луне, возникает в результате прямого притяжения, а «горб» на противоположной стороне земного шара обусловлен тем, что сила лунного притяжения здесь меньше, чем в центре Земли. Приливы ежедневно обходят всю планету с востока на запад, так как Земля вращается вокруг своей оси с запада на восток, а поскольку она совершает один оборот в сутки, за этот период происходят два прилива и два отлива. Два раза в месяц — в фазы новолуния и полнолуния — Земля, Солнце и Луна оказываются примерно на одной прямой (положение, называемое *сизигией*); при этом силы солнечного и лунного притяжения складываются, и амплитуда приливных колебаний достигает наибольшей величины. Это так называемые *сизигийные приливы*, которые повторяются каждые две недели. В фа-

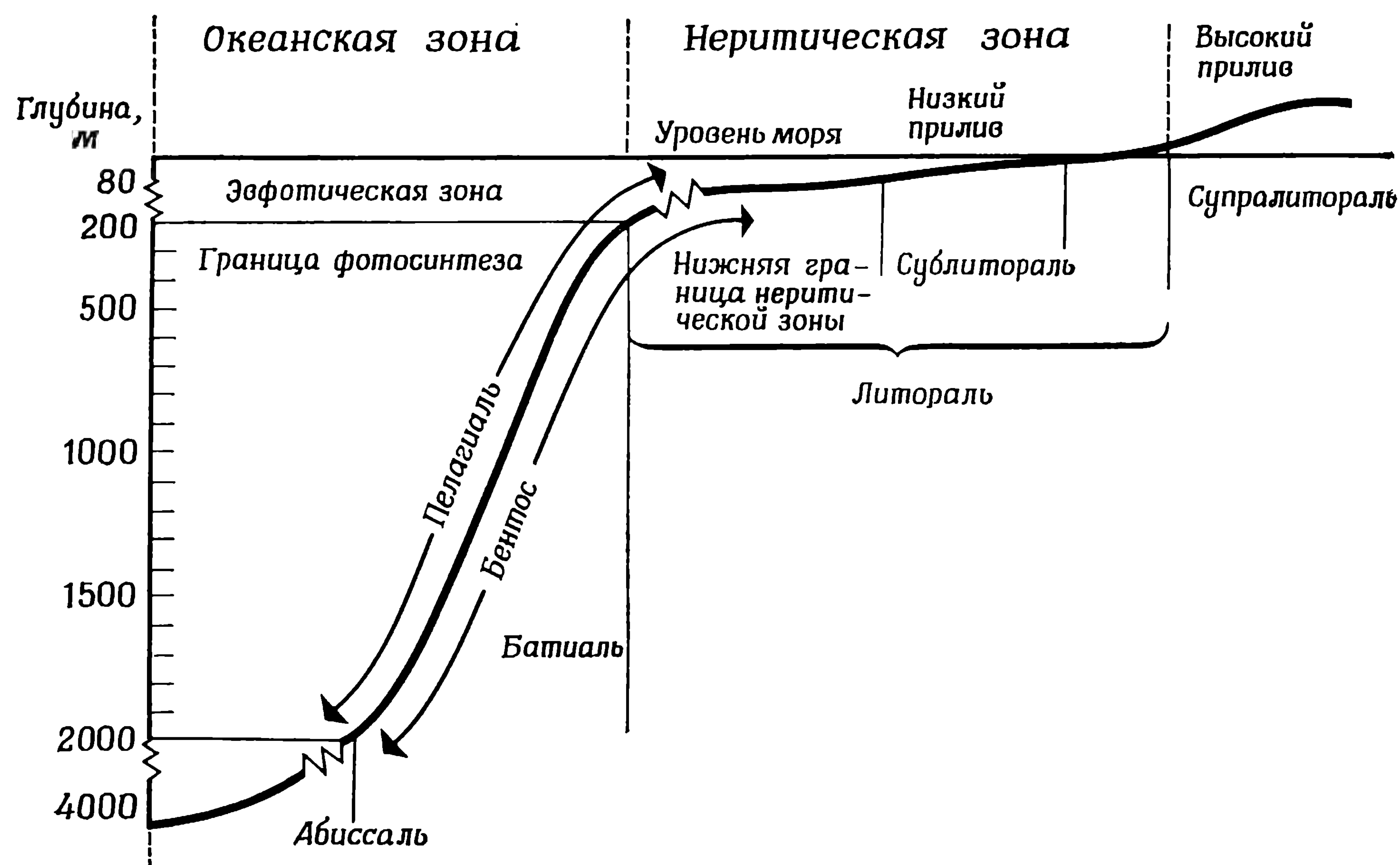


Рис. 625. Различные биологические зоны океана.

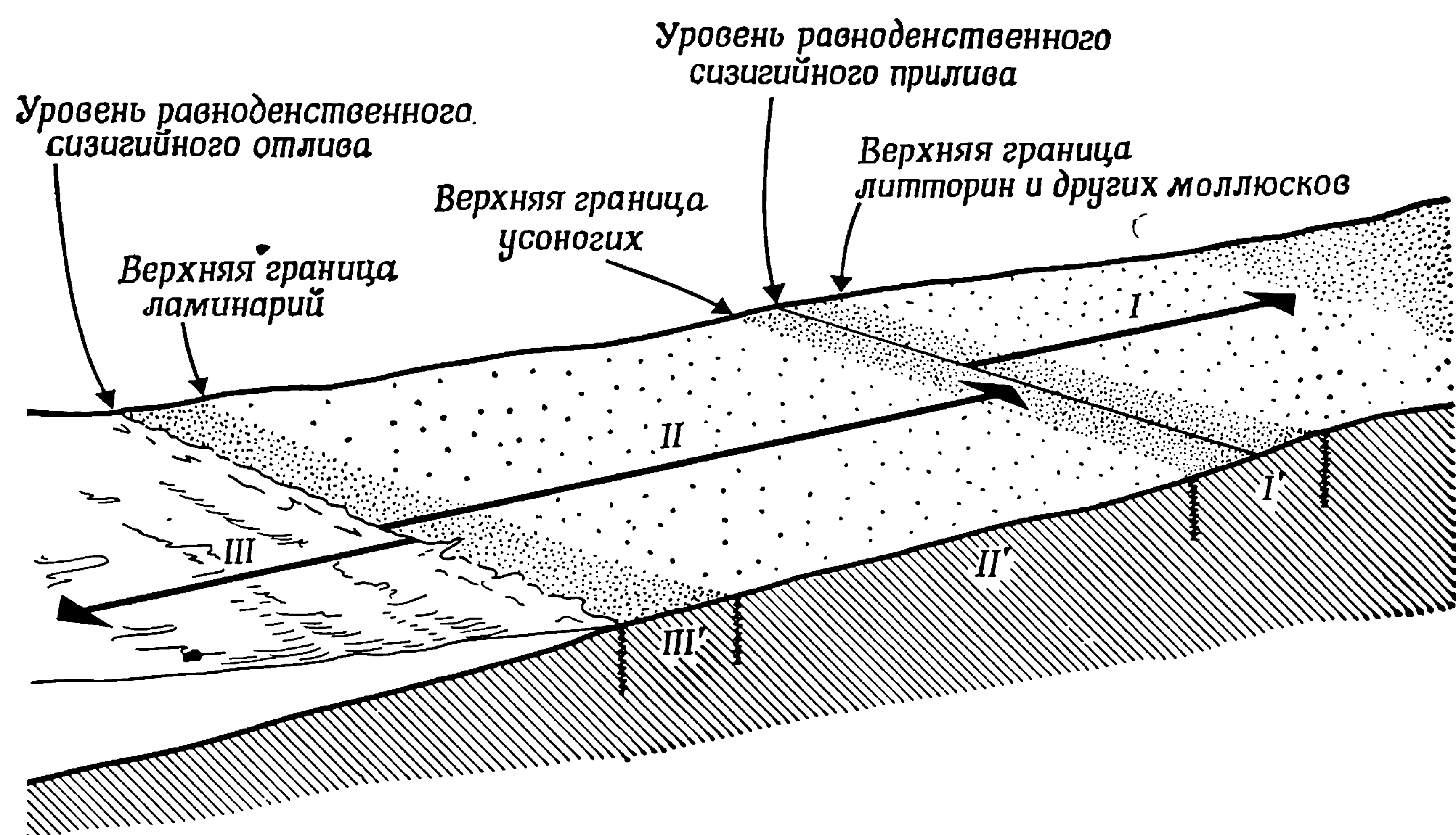


Рис. 626. Основные зоны скалистого берега (при рассмотрении рис. 627 и 628 их следует сопоставлять с этой схемой).

I — супралитораль (зона брызг); I' — супралиторальная кайма; II — литораль; II' — средняя часть литорали; III — сублитораль; III' — сублиторальная кайма.

зы первой и последней четвертей Луны, когда силы притяжения Солнца и Луны направлены под прямым углом друг к другу, амплитуда приливов меньше обычной (квадратурные приливы).

Приливы не бывают на всем земном шаре одинаковыми, так как форма и высота приливной волны зависят от конфигурации суши, от широты, атмосферного давления, ветров и других факторов. Например, в Мексиканском заливе бывает только по одному приливу в сутки, так как волны прилива и отлива частично гасят друг друга. Амплитуда приливов варьирует от менее чем 30 см в открытом море до 15 м

в таких местах, как бухта Фанди и район Мон-Сен-Мишель во Франции.

Вертикальная зональность наиболее четко выражена на скалистых берегах (рис. 626—628). На рис. 626 показана зональность, свойственная всем скалистым берегам, хотя в разных районах земного шара эти зоны могут различаться в деталях. Один из типичных примеров можно описать следующим образом. Наверху обычно имеется зона голых скал, образующая границу между наземным и морским биомом. За ней следует зона брызг; ее можно отличить по черным пятнам лишайников и водорослей, которыми питается моллюск *Littorina*. Дальше

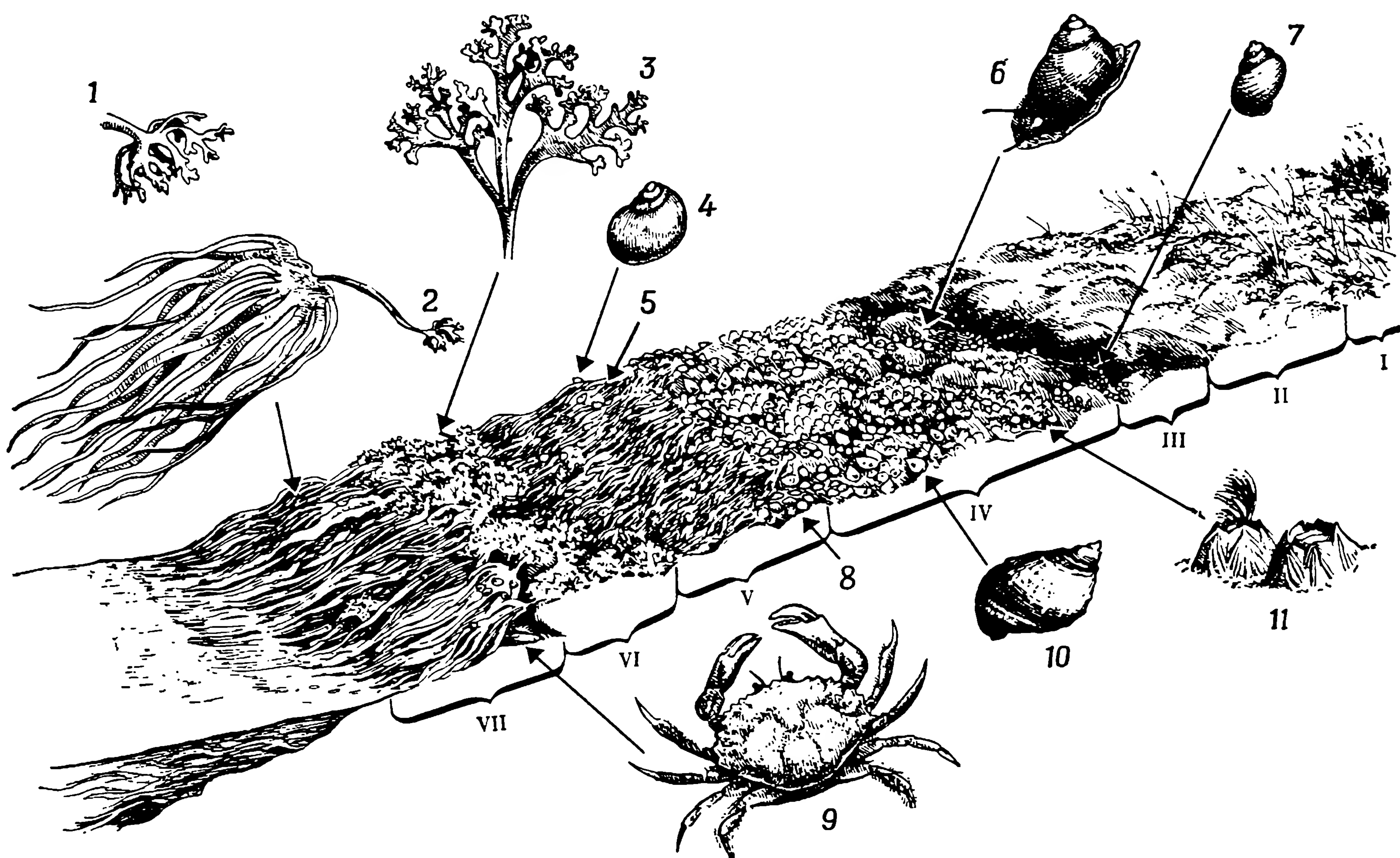


Рис. 627. Биотические зоны скалистого берега в северной части Атлантического океана.

I — суша (лишайники, травы и т. д.); II — голая скала; III — зона „черных“ водорослей и *Littorina rudis*; IV — зона усногих раков (усногие, багрянки, береговые улитки, литорины, мидии); V — зона фукусов (фукусы, *Littorina obtusata*); VI — зона хондруса (ирландский мох); VII — зона ламинарий. 1 — ризоиды ламинарий; 2 — ламинария; 3 — ирландский мох; 4 — *Littorina obtusata*; 5 — фукус; 6 — *Littorina littorea*; 7 — *Littorina rudis*; 8 — блюдечко; 9 — краб (*Cancer irroratus*); 10 — багрянка (*Purpura*); 11 — морские желуди.

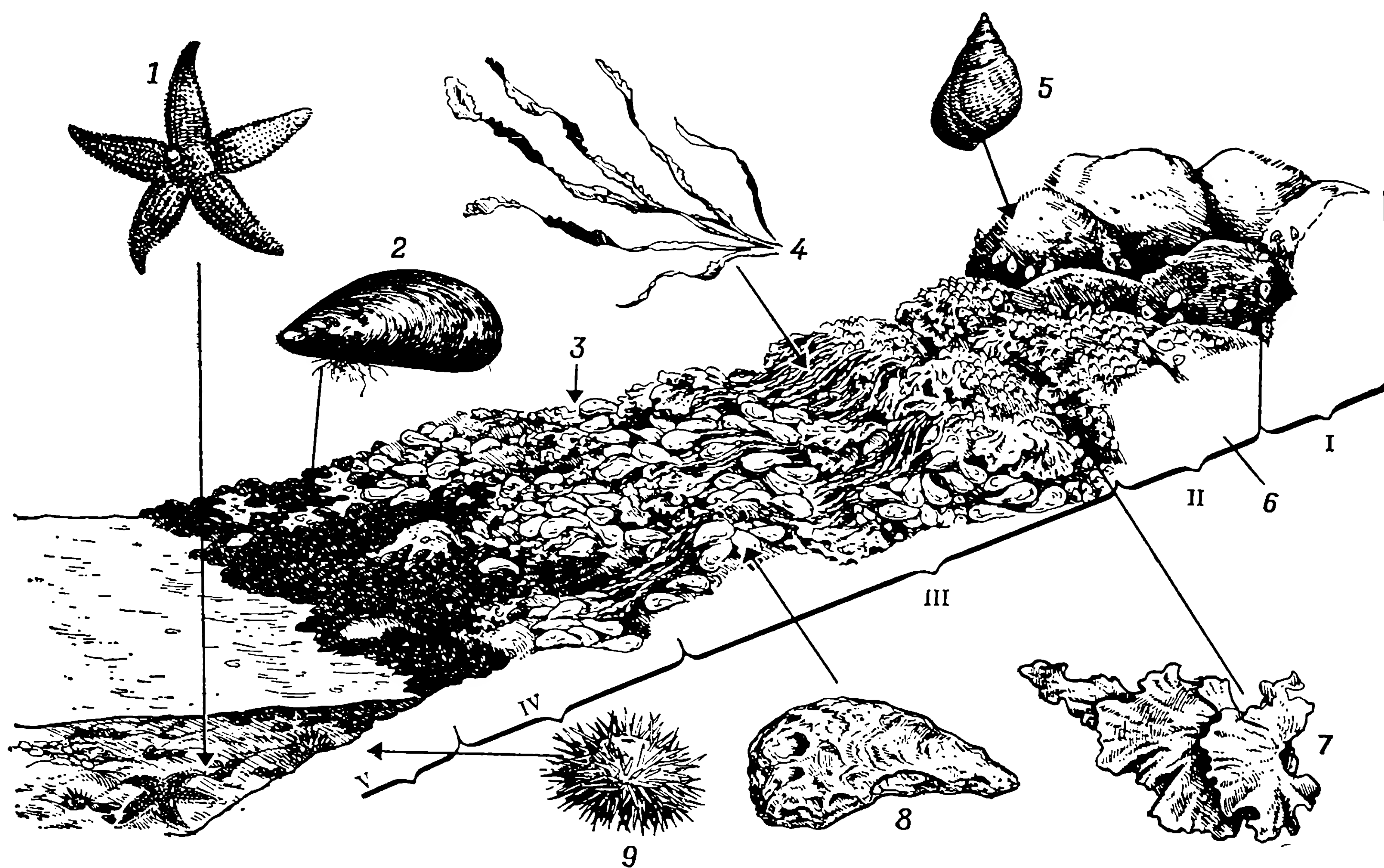


Рис. 628. Биотические зоны скалистого берега в средней части Атлантического океана.

I — голая скала; II — зона усногих раков; III — устричная зона (устрицы, водоросли *Ulva*, *Enteromorpha* и *Porphyra*); IV — плитная зона (мидиевая банка); V — sublittoralная кайма (морские звезды и т. д.). Обратите внимание на отсутствие бурых водорослей. 1 — морская звезда; 2 — двустворчатый моллюск; 3 — *Porphyra*; 4 — *Enteromorpha*; 5 — „болотные литорины“; 6 — морские желуди; 7 — *Ulva* («морской салат»); 8 — устрица; 9 — морской еж.

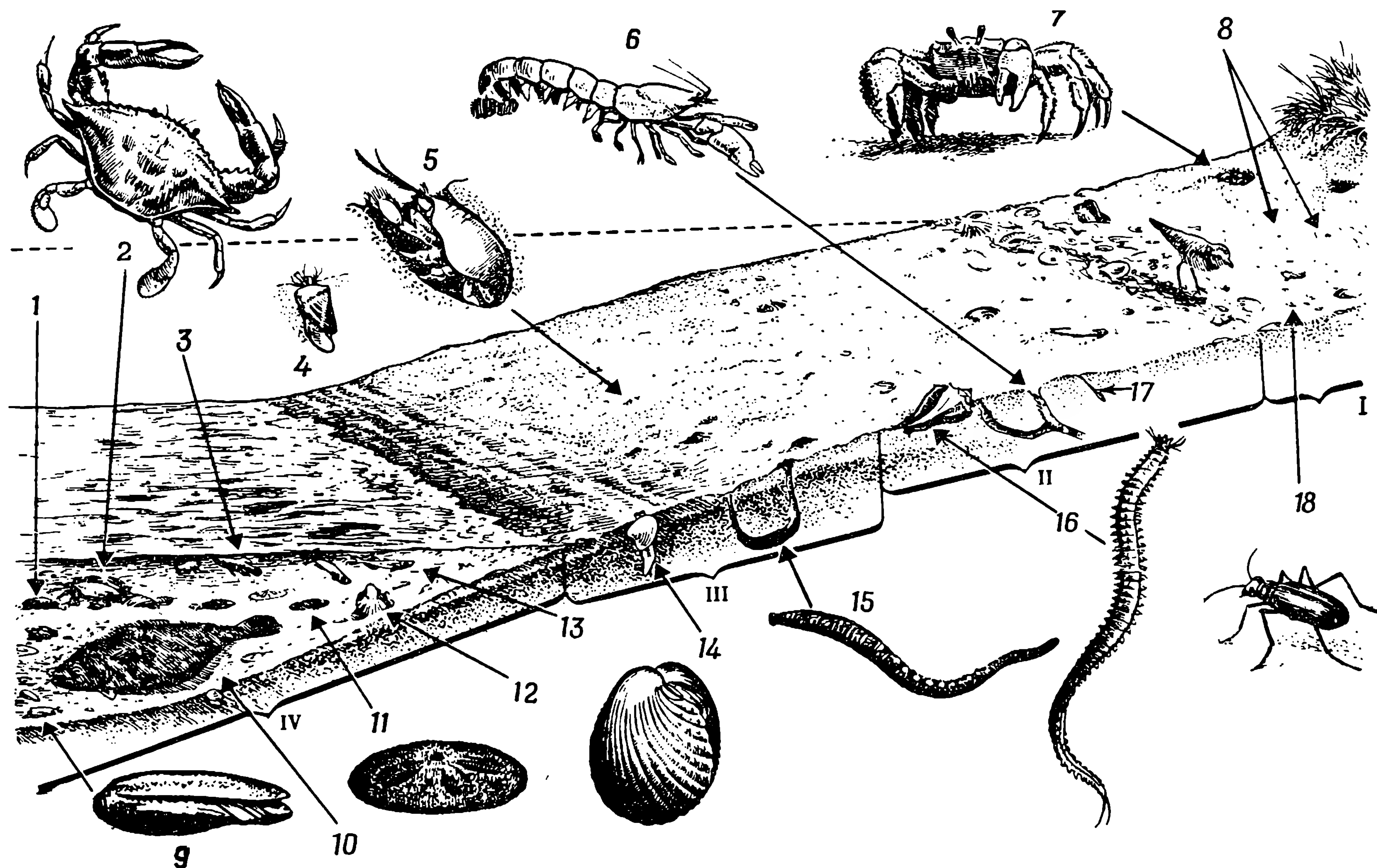


Рис. 629. Жизнь на песчаном берегу Атлантического океана.

Хотя здесь нет четко выраженной зональности, состав сообщества постепенно изменяется по направлению от суши к морю. *I* — супралиторальная зона (крабы-привидения и песчаные блохи); *II* — выровненная песчаная зона (раки-козочки, щетинконогие черви, двустворчатые моллюски); *III* — собственно литоральная зона (двустворчатые моллюски, черви-пескожилы, рачки *Emerita*); *IV* — sublittoralная зона. Пунктиром показан уровень прилива. 1 — голотурия; 2 — краб *Callinectes*; 3 — карпозубая рыба; 4 — *Donax*; 5 — рачок *Emerita*; 6 — рак-козочка; 7 — краб-привидение; 8 — береговые скакуны; 9 — олива; 10 — камбала; 11 — морской еж *Echinarachnius*; 12 — сердцевидка; 13 — атериды; 14 — *Venus*; 15 — пескожил; 16 — щетинконогий червь; 17 — бокоплав; 18 — жук-скаун.

идет литоральная (приливная) зона, для которой характерны усконогие раки и некоторые моллюски (различные виды *Littorina*, мидии и т. п.), за ней — зона бурых и красных водорослей и крабов, а еще дальше — зона бурых водорослей (ламинарий). Для скалистых берегов характерны также небольшие водоемы, остающиеся после отлива, которые полны своеобразной жизни.

На песчаном берегу условия могут быть еще более суровыми, чем на скалистом, так как ко всем «неудобствам» приливной зоны здесь добавляется подвижность субстрата. Это делает жизнь на его поверхности почти невозможной, поэтому многие организмы обитают в толще песка. Песчаные берега в отличие от скалистых не имеют единой зональности. На рис. 629 изображен один из возможных типов деления на зоны для такого берега. Супралиторальную зону населяют здесь краб-привидение *Ocypoda arenaria* и другие ракообразные. Большую часть дня эти животные прячутся во влажном слое песка, а ночью кормятся. Краб-привидение

ночью заходит в воду, чтобы увлажнить свои жаберные полости. Литоральная зона здесь не так богата жизнью, как на скалистом побережье, но в ней обитают раки-козочки (*Caprella*), некоторые виды двустворчатых моллюсков и многощетинковых червей, а несколько ниже — другие виды двустворчатых моллюсков и многощетинковых червей. Можно отметить двух интересных обитателей этой зоны — рачка *Emerita* и двустворчатого моллюска *Donax*. Когда набегает волна, эти маленькие животные вылезают из песка и волна переносит их вверх по склону; при отступании воды они быстро закапываются в песок. Закрепившись на новом месте, краб выставляет свои антенны, а моллюск — свой сифон, чтобы захватывать частицы пищи из отступающей воды. В sublittoralной зоне живут сердцевидки, морские черенки, брюхоногие *Natica* и другие моллюски, а несколько дальше от берега — морские звезды, плоские морские ежи, морские огурцы, карпозубые рыбы, атериды и камбалы.

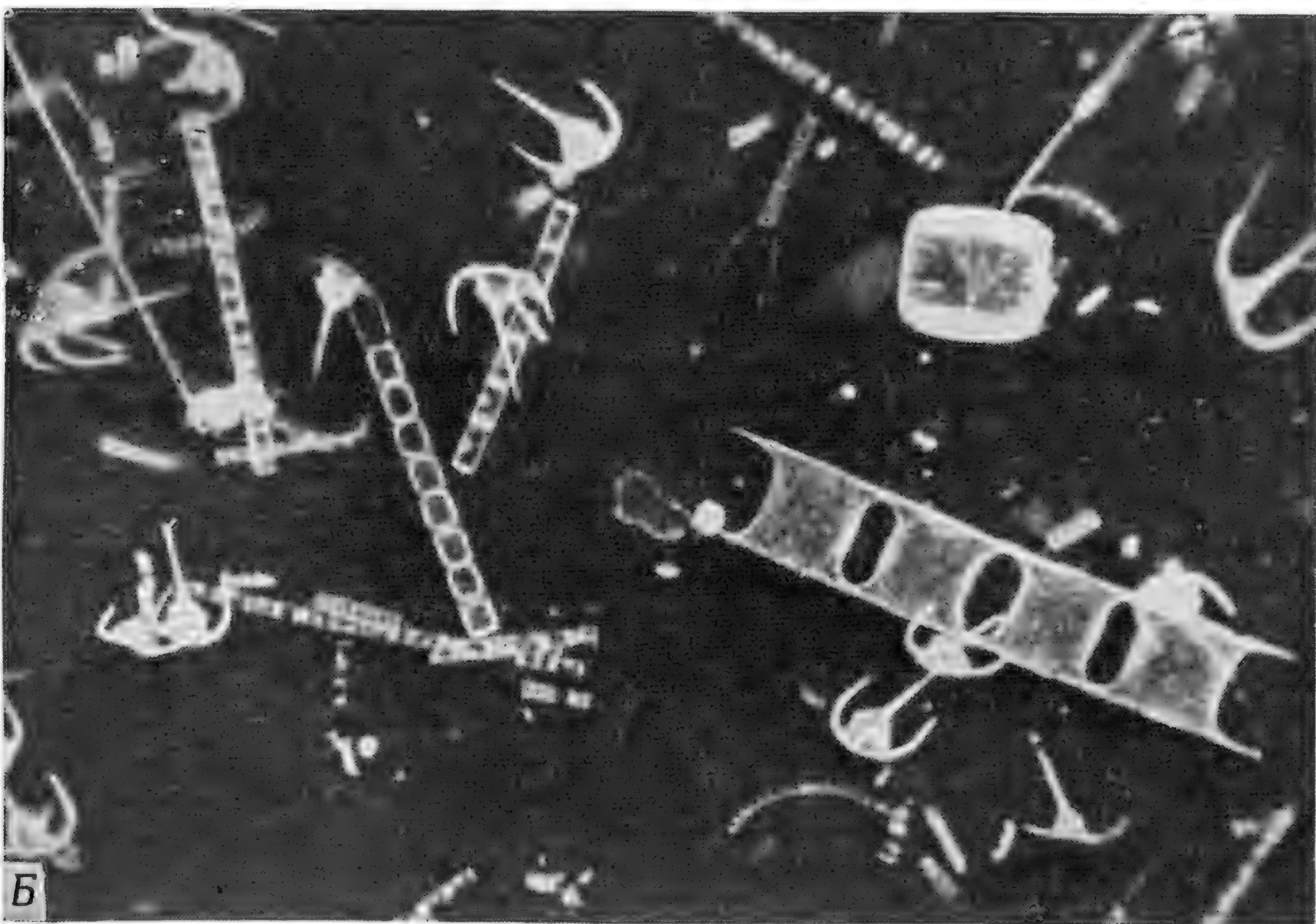
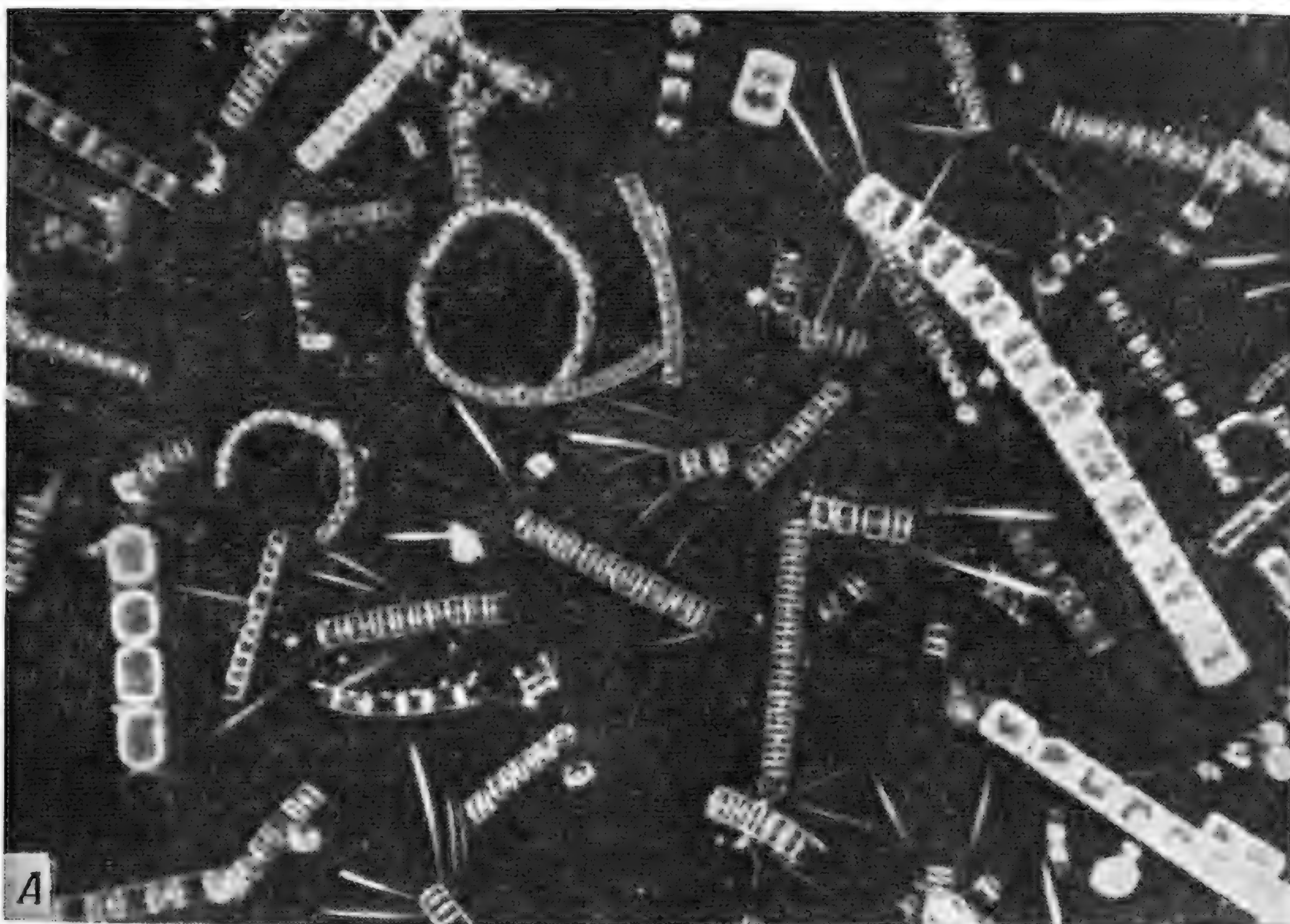
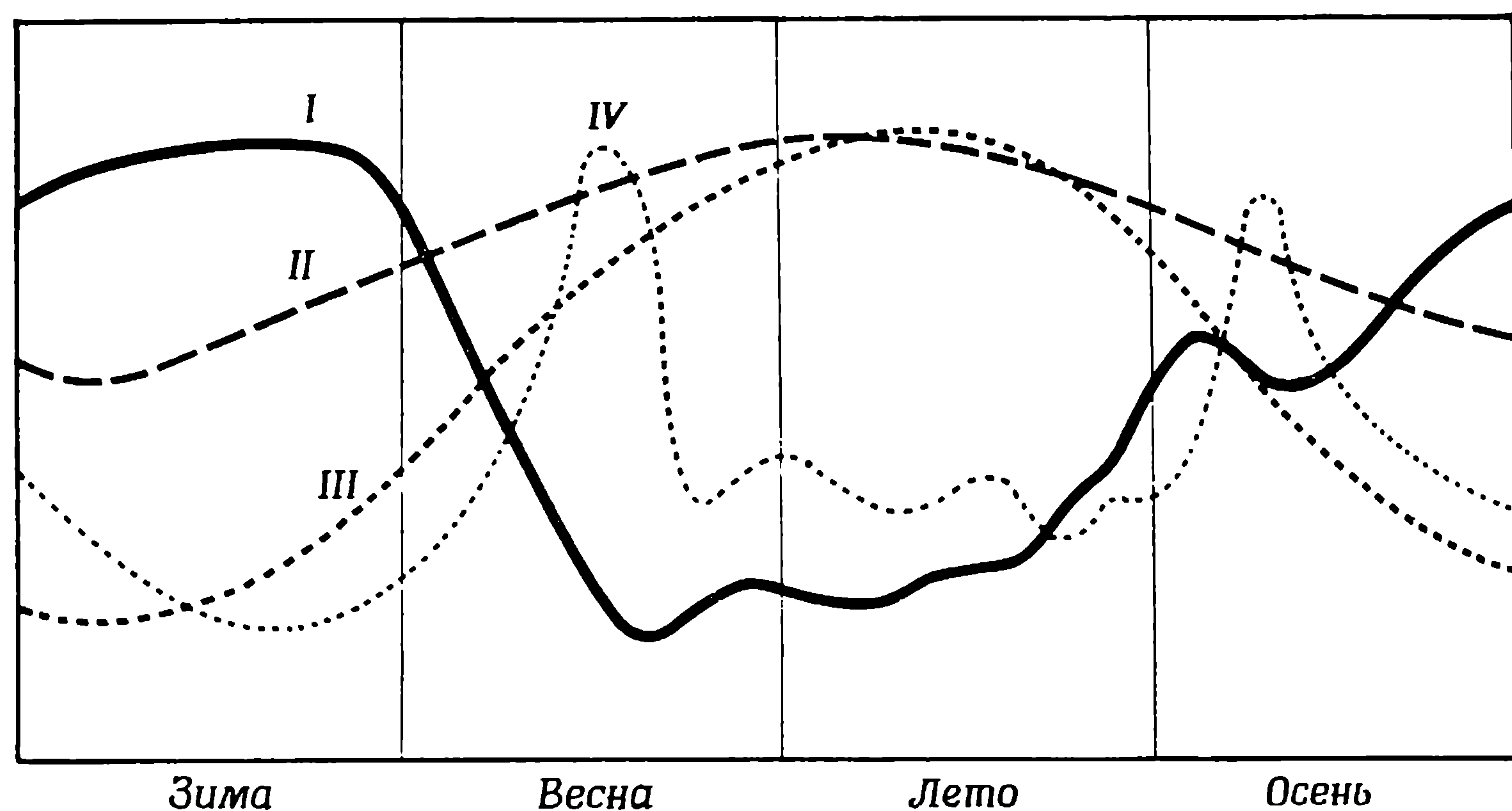


Рис. 630. Живой фитопланктон (снимки, сделанные с электронной вспышкой).

А. Цепочка из клеток различных видов *Chaetoceros* (с волосками), *Thalassiosira condensata* (в нижнем правом углу) и *Lauderia borealis* (вверху справа) ($\times 110$). Б. Фитопланктон из Ламанша: диатомовые водоросли *Biddulphia sinensis* (4 крупные клетки, соединенные в цепь), *Coscinodiscus conicinus* (крупная одиночная клетка), *Melosira borneri* (цепочка из 8 мелких клеток, направленная вверх и несколько влево) и *Rhizosolenia faeroense* (цепочка из 6 мелких клеток правее и выше предыдущей); динофлагелляты *Ceratium tripos* и близкие виды (якоревидные клетки) ($\times 60$).

Рис. 631. Возможные механизмы вспышек размножения фитопланктона (объяснение в тексте).

I — питательные вещества; II — свет; III — температура; IV — фитопланктон.



В прибрежной области, так же как и в других частях моря, *первичным* производителем органического вещества является фитопланктон (рис. 630), роль которого в море аналогична роли зеленых растений на суше. Фитопланктон состоит главным образом из диатомовых водорослей и динофлагеллят. Эти организмы настолько мелки, что трудно сразу представить себе, сколь велико их значение. По самым минимальным оценкам, число их достигает около 400 млн. на 1 м³. В умеренных поясах происходят две сезонные вспышки размножения фитопланктона: одна — весной, а другая — поздним летом или осенью. Они обусловлены примерно теми же причинами, что и аналогичное «цветение» воды в озерах. В зимний период из-за низких температур и ограниченного количества света интенсивность фотосинтеза невелика; однако это не мешает бактериям и прочим микроорганизмам создавать большие запасы азота, фосфора и других питательных минеральных веществ. Весной, когда становится теплее и света больше, фотосинтез усиливается; кроме того, в это время фитопланктон хорошо обеспечен питательными веществами, так как зимой в результате перемешивания поверхностных и глубинных вод эти вещества оседали на дно и накапливались там, а теперь они выносятся на поверхность. За какие-нибудь две недели численность диатомовых водорослей увеличивается в 10 000 раз; этим бурным ростом и объясняется весеннее «цветение» воды. Однако вскоре запасы питательных веществ истощаются. Пополнения их за счет более глубоких слоев уже не происходит, так как нагретые поверхностные воды не опускаются на глубину, что препятствует перемешиванию воды. Питательные вещества заключены теперь в тканях животных, питавшихся фитопланктоном,

а также в трупах погибших организмов, медленно опускающихся на дно. Если зимой лимитирующими факторами были температура и свет, то летом таким фактором оказывается количество питательных веществ, особенно вследствие того, что имеющийся фитопланктон поедает животные. Питательные вещества снова начинают накапливаться в нижних слоях воды. С приближением осени верхние слои воды охлаждаются, плотность ее изменяется, и это вместе с осенними штормами опять приводит к перемешиванию воды. Теперь усиленно размножаются другие формы фитопланктона, в частности азотфиксирующие сине-зеленые водоросли; численность их возрастает до тех пор, пока не наступит истощения питательных веществ или понижения температуры (рис. 631). Как правило, там, где вода поднимается с глубины на поверхность (например, у западных берегов континентов), имеется обильный фитопланктон.

Тропические области открытого моря бедны планктоном, так как поверхностные слои здесь все время нагреваются и перемешивание воды очень незначительно.

Во всех областях моря важную роль играет также *зоопланктон* (рис. 632). К зоопланктону относятся обитающие в толще воды животные, которые неспособны активно передвигаться на большие расстояния. Здесь представлены все основные типы животного царства, если не взрослыми формами, то хотя бы личиночными стадиями или яйцами. Все это мелкие организмы, но они не настолько малы, чтобы их нельзя было увидеть в ручную лупу с 6-кратным увеличением. Красота и почти бесконечное многообразие их форм не поддаются описанию. У острова Мэн на 1 м³ воды приходится в среднем 4500 животных организмов; число планктон-

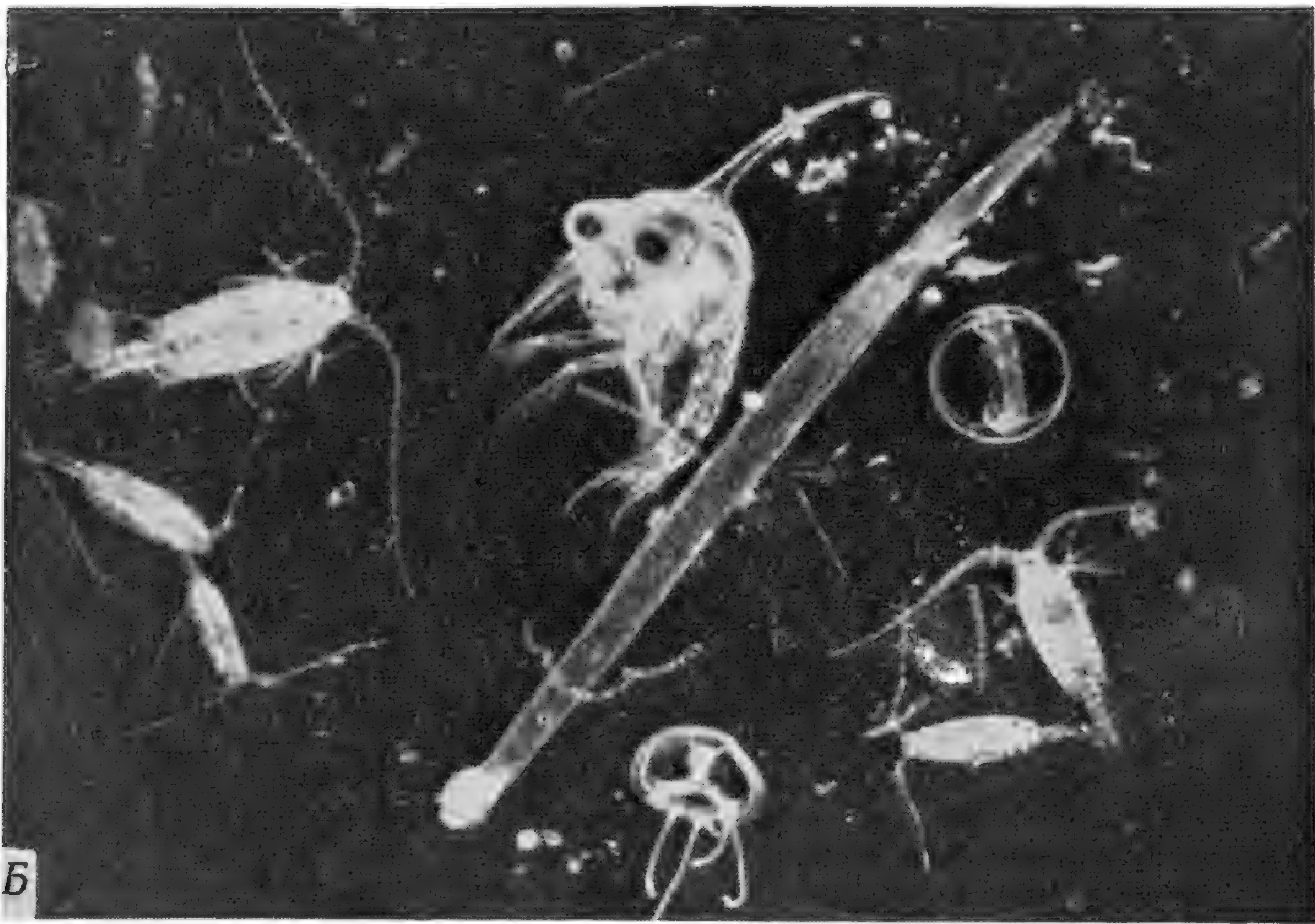
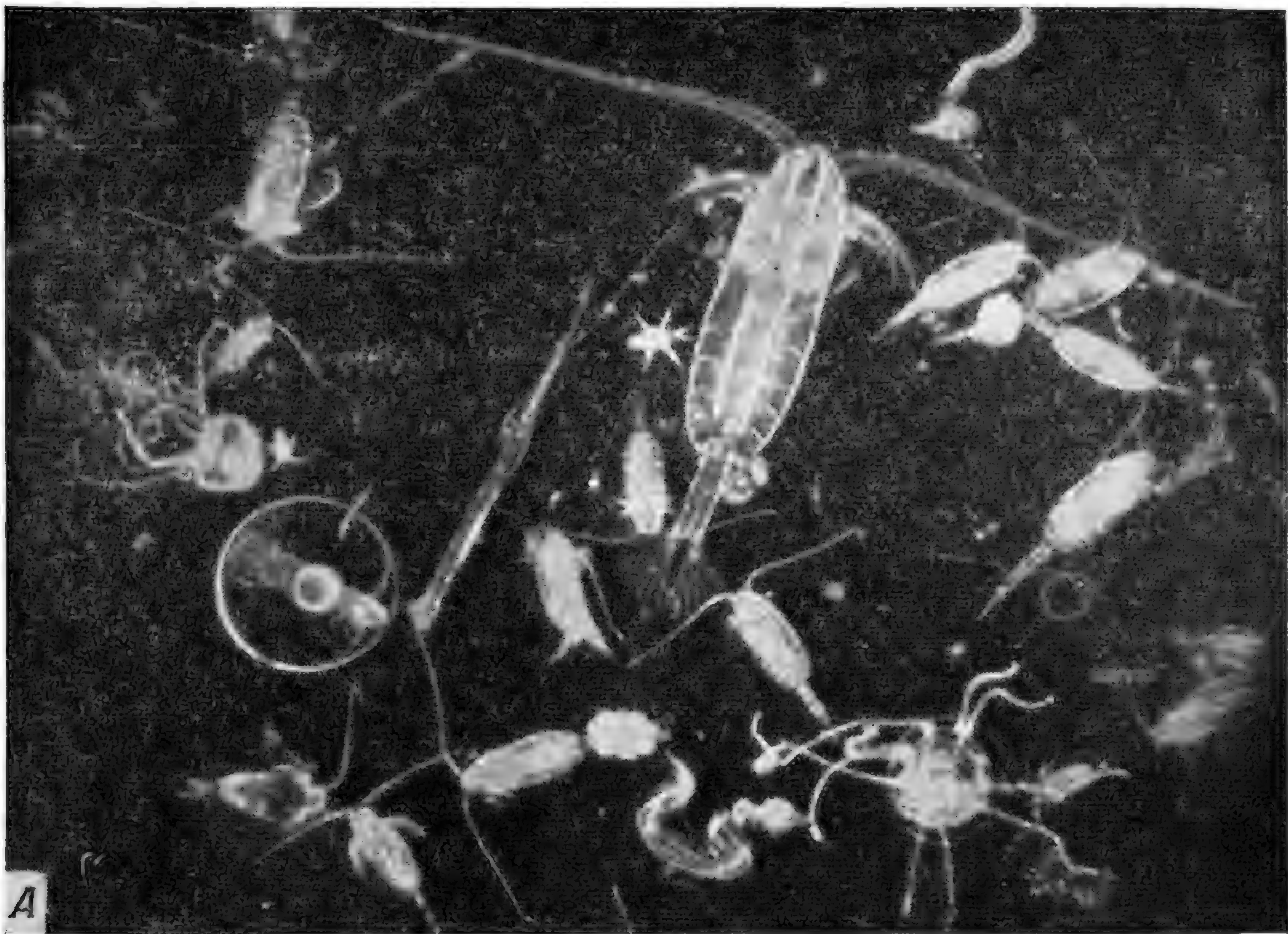
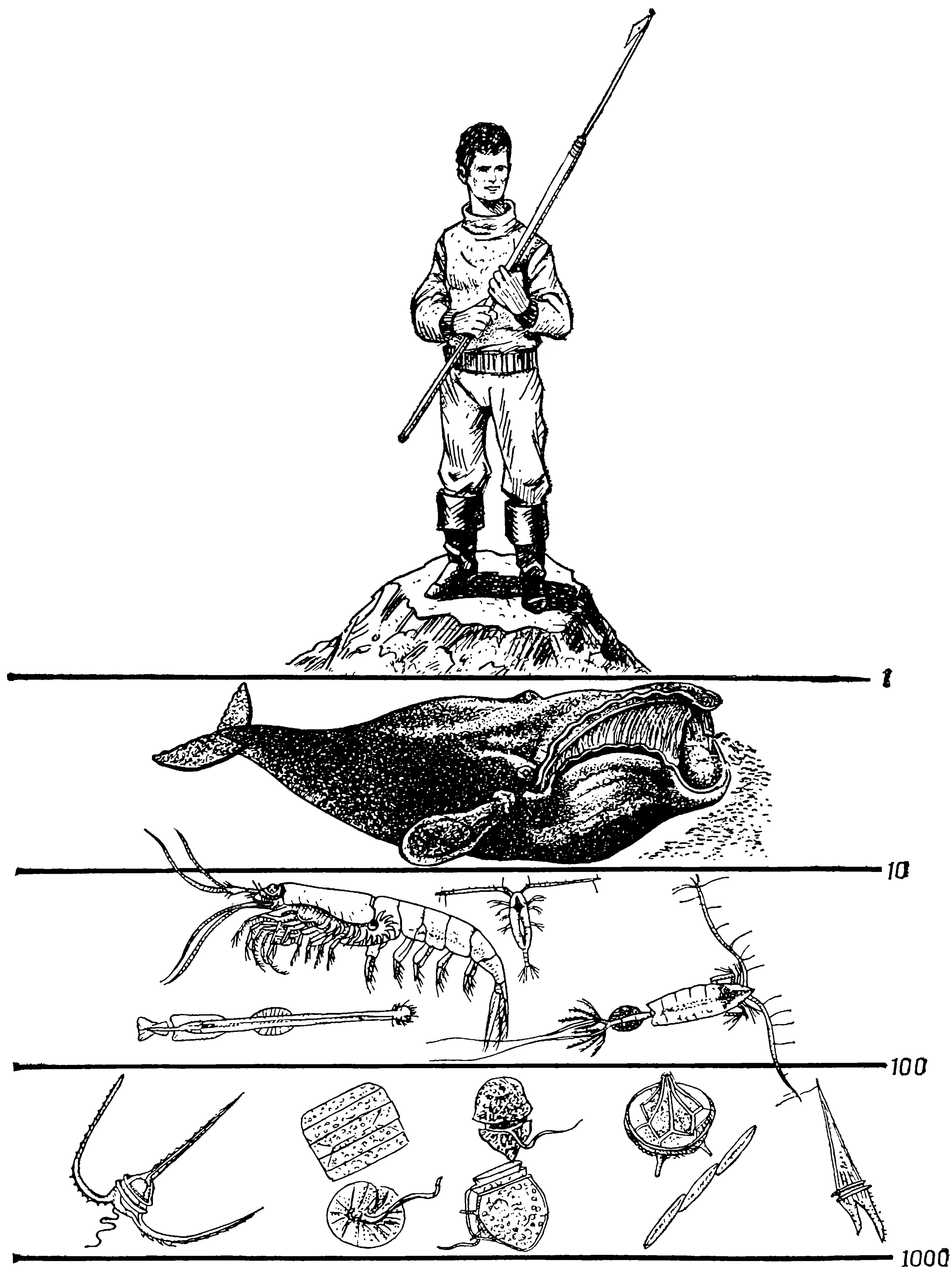


Рис. 632. Живой зоопланктон (организмы частично наркотизированы; снимок сделан с электронной вспышкой; $\times 60$).

А. Веслоногие рачки *Calanus finmarchicus* (самый крупный) и *Pseudocalanus elongatus* (сходной формы, но более мелкие, один из них с пакетом яиц); две мелкие медузки с длинными щупальцами (одна из стадий жизненного цикла коралловых полипов); икринка рыбы (круглый объект); молодой червь *Sagitta* (справа от икринки); науплиус — личинка веслоногого рачка (слева от *Calanus*); планктонный оболочник *Oikopleura* (изогнутые объекты вверху справа и внизу в середине). Б. Прозрачный червь *Sagitta setosa* (по диагонали); зоеа — личинка краба (слева от *Sagitta*); икринка сардины с развивающимся зародышем (круглый объект); медузка; веслоногие рачки; два *Centropages* (слева от личинки краба и под икринкой) и несколько более мелкие *Acartia*.

Рис. 633. Пирамида, показывающая энергетические отношения между китами и основными организмами, входящими в их цепь питания.

Цифры справа указывают соотношения между биопродукцией фитопланктона, зоопланктона и китов.



ных растительных организмов в том же объеме воды достигает около 727 тысяч.

К активно плавающим животным, обитающим у поверхности *неритической* зоны, относятся многие костистые рыбы, крупные ракообразные, морские черепахи, ластоногие, киты и множество морских птиц. Границы распространения всех этих потребителей органического вещества определяются температурой, соле-

ностью воды и наличием пищи. В этом отношении существует горизонтальная и вертикальная зональность. Наибольшее число рыб (особей, а не видов) мы находим в северных водах и там, где холодная вода поднимается с глубины на поверхность. Промысловыми являются лишь несколько видов. Три четверти мирового улова составляют следующие группы (в порядке уменьшения удельного веса):

сельдевые;
треска, пикша, сайда;
лососевые;
камбаловые (камбалы и палтусы);
макрель, тунец, пеламида.

Тресковые и камбаловые относятся к придонным формам. Рыбами и другими морскими организмами питается множество птиц. Песочники, зуйки, цапли, кроншнепы и другие птицы находят себе пищу в супралиторальной и литоральной зонах, бакланы, крохали и пеликаны — в сублиторальной зоне, а буревестники — в неритической зоне дальше от побережья.

Океаническая область, или зона открытого моря, уступает по числу видов и численности особей прибрежным областям, но обладает своей характерной фауной. Многие из обитающих здесь организмов прозрачные (бесцветные или с голубоватым оттенком), и так как не содержащая взвешенных частиц вода открытого моря необыкновенно прозрачна, эти животные почти невидимы. Животные, тело которых слишком массивно для того, чтобы свободно пропускать свет, имеют гладкую, блестящую серебристую поверхность; в ней отражается окружающая вода, что также делает их малозаметными. К самым характерным обитателям открытого океана относятся беззубые и зубатые киты — единственные млекопитающие, которые являются морскими животными в полном смысле этого слова. Беззубые киты питаются фитопланктоном, который они процеживают из воды. Зубатым китам пищей служит нектон, в том числе гигантские кальмары. Распространение китов прямо или косвенно связано с распространением фитопланктона.

Над поверхностью открытого океана летают морские птицы. Их нельзя считать подлинно морскими животными, так как им приходится отправляться на сушу для размножения, но всю остальную жизнь они могут проводить в море, в местах, откуда даже не видно берега. К таким птицам относятся буревестники, альбатросы и фрегаты. Подобно китам, они могут встречаться во всех областях земного шара, но распределены неравномерно: их распространение зависит от рыб, которые в свою очередь находятся в зависимости от фитопланктона, т. е. все эти организмы связаны между собой, образуя цепь питания (рис. 633).

Около 88% мирового океана имеет глубину около 2 км. Эта глубоководная часть образует единую котловину, от которой отделены узким подводным хребтом, соединяющим Гренландию, Исландию и Европу, впадины Северного Ледовитого океана. Это область огромных дав-

лений и вечной тьмы. Поскольку фотосинтез здесь невозможен, единственным источником энергии служит непрерывный «дождь» из опускающихся на дно органических остатков — трупов и выделений организмов, обитающих в поверхностных слоях. Другой необходимый для жизни фактор — кислород — попадает в глубинную зону в результате рассмотренного выше перемешивания воды в океане.

Жизнь морских глубин плохо изучена из-за невероятной трудности ее исследования. Пелагические животные быстро плавают и редко попадают в сети. То немногое, что нам известно, собрано в результате изучения организмов, выловленных глубинными сетями, и наблюдений, сделанных при помощи специальных подводных судов и батисфер, а также подводного телевидения. Глубоководные животные либо процеживают из воды частицы, опускающиеся на дно, либо находят себе пищу в самом донном осадке, либо, наконец, поедают других животных. Донный осадок обычно представляет собой ил, образуемый в одних районах в основном кремнистыми оболочками диатомовых водорослей, а в других — известковыми раковинками простейших. Животные, питающиеся этим илом, часто обладают длинными тонкими придатками, шипами или стебельками.

Глубоководные пелагические животные резко отличаются от всех остальных обитателей моря. Самое крупное из них — гигантский кальмар длиной свыше 15 м (это прототип Кракена — страшного чудовища из норвежских легенд), но много здесь и очень мелких форм. У многих животных окраска ярко-красная или черная, крупные глаза и светящиеся органы, нередко весьма причудливая форма тела.

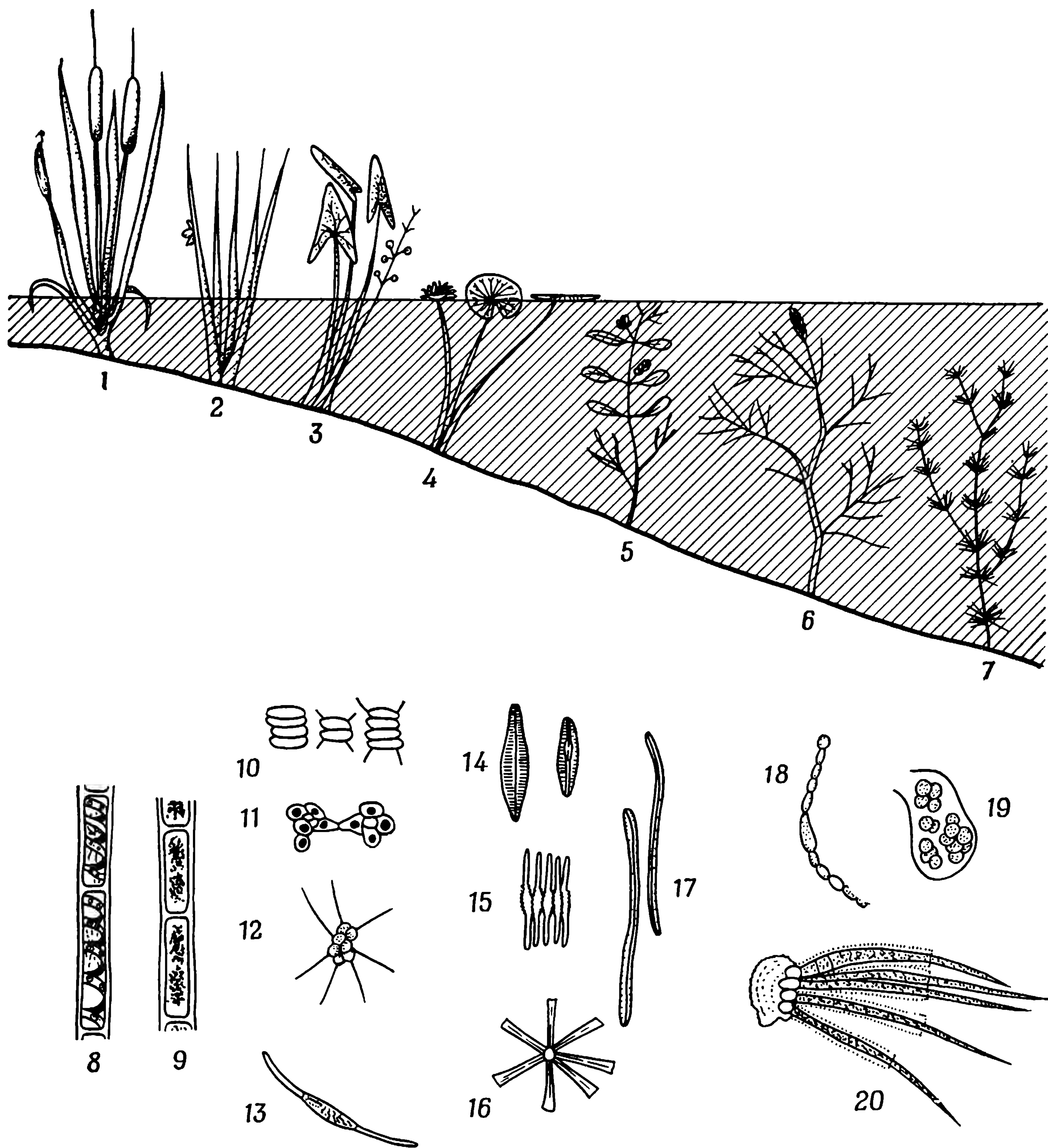
379. ПРЕСНОВОДНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ

До сих пор мы рассматривали только наземные и морские сообщества. Однако столь же богатые и интересные сообщества существуют во внутренних водоемах материков и островов. Эти водоемы занимают около 2% всей площади суши.

Распространение наземных организмов определяется климатическими и почвенными условиями, растительностью и историческими причинами. В пресных водах лимитирующими факторами служат температура, мутность воды, течения, кислород, углекислота, соли и осмотические условия. *Температура* воды не подвержена таким резким колебаниям, как температура воздуха, но и пределы толерантности у водных организмов часто бывают очень узкими. На изменения температуры влияют также

Рис. 634. Некоторые растительные организмы, образующие сообщества в стоячих водах: прибрежные растения, укореняющиеся в дне водоема (1—7), нитчатые водоросли (8, 9) и типичные представители фитопланктона (10—20), в том числе зеленые (10—13), диатомовые (14—17) и сине-зеленые (18—20) водоросли.

У представителей фитопланктона (неспособных к активному движению) имеются приспособления, позволяющие им «парить» в толще воды или хотя бы значительно замедляющие их оседание на дно: облегченные наружные покровы, тонкие длинные отростки, образование колоний, увеличивающее общую поверхность, и газовые вакуоли (черные точки у сине-зеленых водорослей). 1 — рогоз (*Typha*); 2 — камыш (*Scirpus*); 3 — стрелолист (*Sagittaria*); 4 — кувшинка (*Nymphaea*); 5 и 6 — *Potamogeton diversifolia* и *P. pectinatus*; 7 — *Chara*; 8 — *Zygnema*; 9 — *Spirogyra*; 10 — *Scenedesmus*; 11 — *Coelastrum*; 12 — *Richteriella*; 13 — *Closterium* (десмидиевая водоросль); 14 — *Navicula*; 15 — *Fragilaria*; 16 — *Asterionella* (парящая в воде подобно парашюту); 17 — *Nitzschia*; 18 — *Anabaena*; 19 — *Microcystis*; 20 — *Gloeotrichia* (19 и 20 — части колоний, заключенных в студенистый материал).



циркуляция и стратификация воды. Мутность имеет значение в связи с тем, что от нее зависит проникновение в воду света. Нередко лимитирующими факторами оказываются концентрации кислорода и углекислоты.

Водоемы удобно подразделять на стоячие (озера, пруды, болота, марши) и проточные (ключи, ручьи и реки). Большая часть естественных озер возникла недавно, конечно в геологическом масштабе времени. Они наиболее многочисленны в тех частях Северной Америки и Евразии, которые подвергались оледенению, где они образовались примерно 10—12 тыс. лет назад при отступании ледников. Озера встречаются также в местах недавней вулканической активности — в кратерах вулканов или там, где лавовые потоки подпрудили реки. Отделившиеся петли (меандры) рек часто превра-

щаются в старицы. Пруды могут возникать в результате всех упомянутых выше событий; кроме того, они образуются при заилении рек и при устройстве плотин человеком или бобрами. Между этими типами водоемов нет резких границ, так как они непрерывно изменяются в результате эрозии и отложения осадков.

Организмы распределены в пресных водоемах неравномерно. В разных зонах существуют различные сообщества. В стоячих водоемах обычно различают три зоны: прибрежную (мелкие, чаще всего прибрежные участки, где свет проникает до самого дна), лимническую (свободная вода до глубины, на которую проникает еще достаточно света, чтобы фотосинтез и дыхание взаимно компенсировались) и глубинную (дно и вода на глубинах, где света уже недостаточно; в мелких прудах этой зоны может не

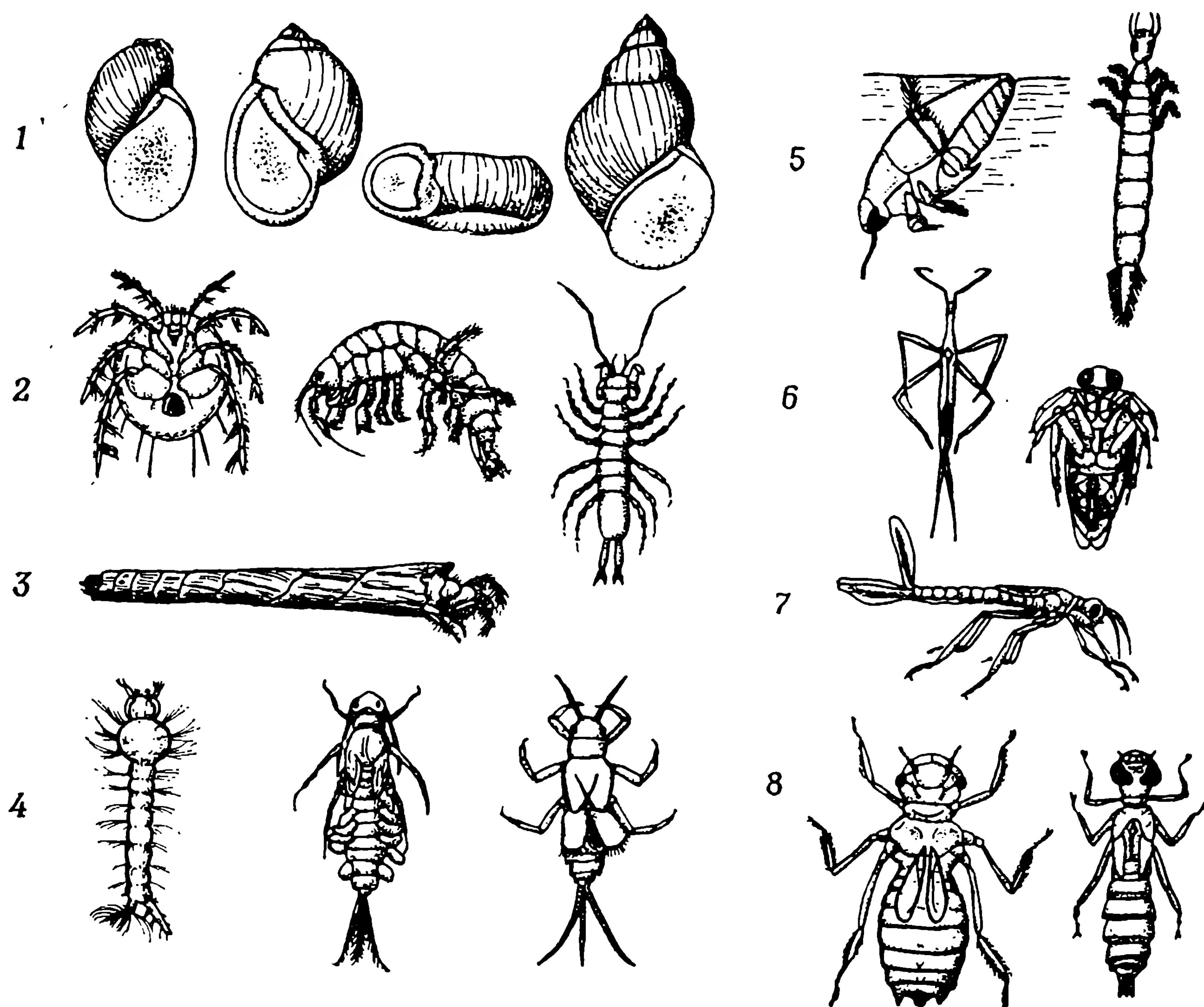


Рис. 635. Типичные представители фауны прибрежной зоны прудов и озер.

1—4 — главным образом травоядные формы (первичные потребители органического вещества); 5—8 — хищники (вторичные потребители). 1— брюхоногие моллюски (слева направо): *Lymnaea* (*Pseudosuccinea*) *columella*, *Physa gyrina*, *Helisoma trivolvis*, *Campeloma decisum*; 2 — мелкие членистоногие, живущие на дне или у дна либо связанные с растениями или детритом: водяной клещ *Mideopsis* (*Hydracarina*), бокоплав *Gammarus*, равноногий рачок *Asellus*; 3 — личинка ручейника *Trichoptera* в своем легком переносном домике; 4 — личинка комара *Culex pipiens*, нимфа поденки *Closon* (держится около растений), нимфа поденки *Caenis* (донная форма с жаберными крышками, защищающими жабры от ила); 5 — хищный плавающий под водой жук *Dytiscus* (плавунец), слева — взрослая форма, справа — личинка; 6 — два хищных клопа, *Ranatra* (сем. *Nepidae*, слева) и *Notonecta*; 7 — нимфа стрекозы *Lestes* (*Odonata*, *Zygoptera*) с тремя хвостовыми жабрами; 8 — нимфы стрекоз *Helocordulia* (длинноногая форма, ползающая по дну, слева) и *Aeschna* (с более стройным телом, взбирается на подводные растения) (*Odonata*, *Anisoptera*).

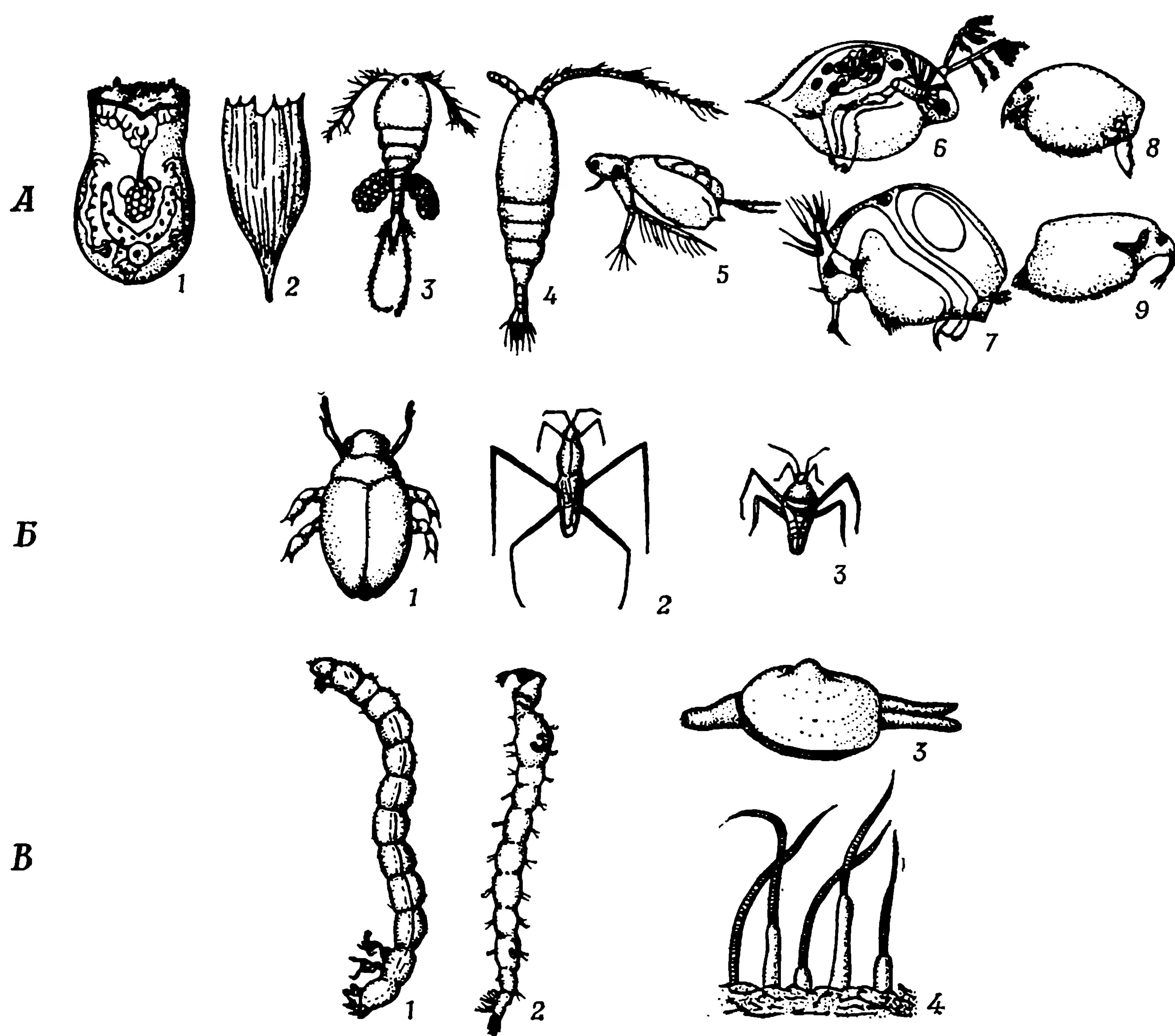


Рис. 636. Различные пресноводные животные.

А. Типичные представители зоопланктона. Колероватки: 1 — *Asplanchna*; 2 — *Notholca* (пустой панцирь). Веслоногие рачки; 3 — *Macroscyclops*; 4 — *Senecella*. Ветвистосые рачки; 5 — *Diaphanosoma* (сем. *Sididae*); 6 — *Daphnia* (сем. *Daphnidae*); 7 — *Bosmina* (сем. *Bosminidae*); 8 — *Pleuroxus* (сем. *Chydoridae*); 9 — *Acantholeberis* (сем. *Macrothricidae*). Б. Зообейстон. 1 — жук-вертячка *Dineutes* (сем. *Gyrinidae*); 2 — клоп-водомерка *Gerris* (сем. *Gerridae*); 3 — клоп *Rhagovelia* (сем. *Veliidae*). В. Обитатели глубинной зоны. 1 — личинка комара *Tendipes* (сем. *Chironomidae*) (обратите внимание на личиночные конечности и брюшные жабры); 2 — личинка *Chaoborus* (видны воздушные мешки, которые, вероятно, помогают совершать вертикальные миграции); 3 — двусторчатый моллюск *Musculium* (сем. *Sphaeriidae*) с «ногой» и двумя вытянутыми жаберными сифонами; 4 — *Tubifex* — красный кольчатый червь, живущий в построенной им трубке; задний конец тела выставлен наружу и производит энергичные колебательные движения (дыхательные).

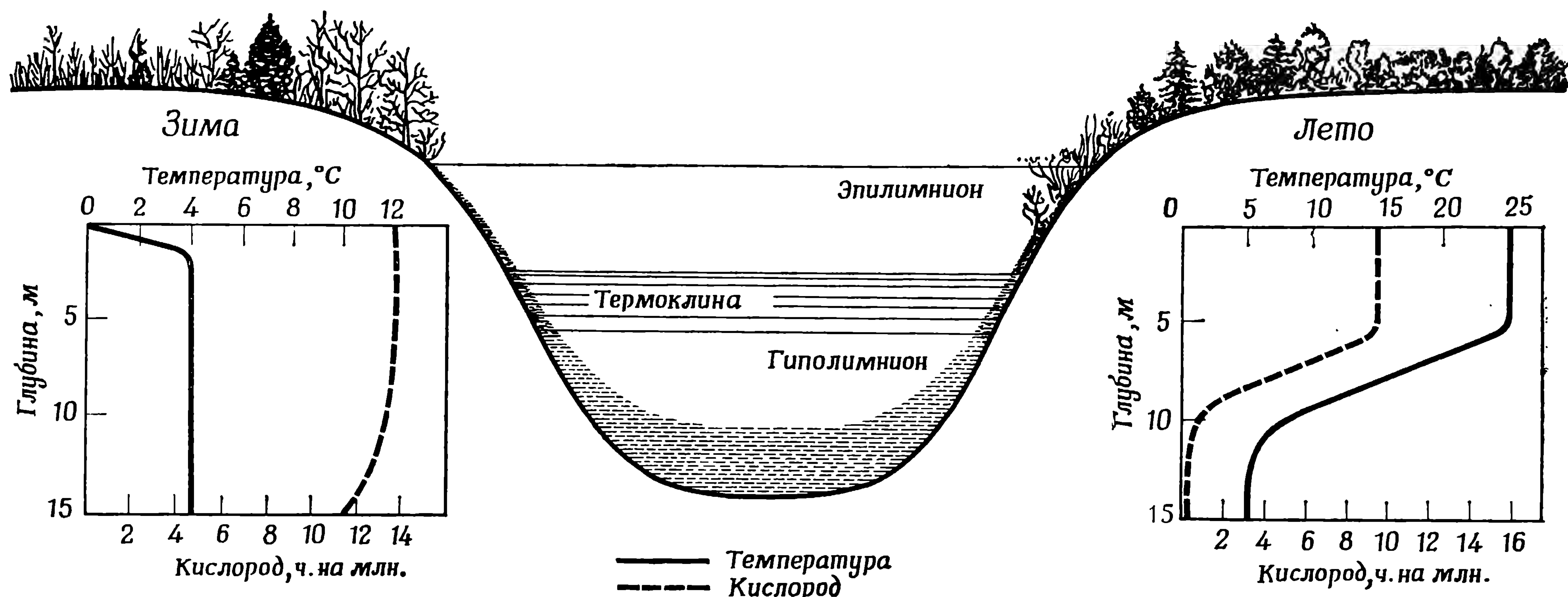


Рис. 637. Температурная стратификация воды в озере умеренной зоны Северного полушария (оз. Линсли, Коннектикут, США).

Летом поверхностный слой перемешивающейся, богатой кислородом воды (эпилимнион) отделен от холодной, бедной кислородом глубинной области (гиполимниона) широкой зоной (так называемой термоклинной), для которой характерно быстрое изменение температуры и содержания кислорода с глубиной.

быть). В проточных водоемах можно прежде всего выделить зону с быстрым течением (которое смывает рыхлый материал со дна) и зону с медленным движением воды (где рыхлый материал может накапливаться на дне).

Обычно наиболее богата жизнью прибрежная зона. В этой зоне растительные сообщества образуют вокруг пруда или озера концентрические кольца, соответствующие различным глубинам (рис. 617 и 634). У самого берега растут рогоз, камыш, стрелолист и алленрольфия — в основном надводные, прочно укореняющиеся растения, характерные для перехода от водной среды к наземной. Несколько глубже располагаются укореняющиеся растения с плавающими листьями, такие, как кувшинки. Еще глубже растут формы с тонкими, гибкими стеблями, полностью погруженные в воду. Здесь встречаются также диатомовые, сине-зеленые и зеленые водоросли; к последним относится и обычная спирогира (рис. 634).

В прибрежной зоне сосредоточено и наибольшее число животных (рис. 635), которые тоже образуют характерные сообщества. На дне или в донном осадке живут нимфы стрекоз, речные раки, равноногие рачки, черви, улитки и двусторчатые моллюски. Другие животные обитают на растениях и различных предметах, выступающих над поверхностью дна (или внутри них); к этой фауне относятся, например, нимфы различных стрекоз, коловратки, планарии, мшанки, гидры и улитки. Зоопланктон состоит из

ветвистоусых рачков (дафний и т. п.), коловраток, ракушковых рачков и многочисленных простейших. К более крупным активно плавающим видам (*нектон*) относятся водяные жуки и клопы, личинки двукрылых (например, комаров) и множество других насекомых; из позвоночных встречаются лягушки, тритоны, водяные змеи и черепахи. На поверхности воды (*нейстон*) живут жуки-вертячки и клопы-водомерки (рис. 636, Б). В прибрежной зоне значительную часть времени проводят и многие рыбы (карпозубые, окуни, щуки).

В лимнической, или пелагической, области живет множество микроскопических растительных организмов (динофлагелляты, эвглена, вольвокс) и мелких ракообразных (веслоногие, ветвистоусые и т. п.); здесь обитают и многие рыбы.

В отличие от прудов и других небольших водоемов, значительную часть которых составляет прибрежная зона и глубина обычно невелика, для озер характерны обширные пелагическая и глубинная зоны, выраженная *термическая стратификация*, сезонные изменения температуры и содержания кислорода. Летом поверхностный слой воды (*эпилимнион*) в озерах нагревается, а в глубинной области (*гиполимнион*) вода остается холодной. В озерах перемешивания воды не происходит, и поэтому на глубине часто создается недостаток кислорода. Между эпи- и гиполимнионом лежит зона, в которой температура быстро понижается с глубиной

ТАБЛИЦА 19
Классификация заболоченных местностей

Пресноводные		
I.	Внутриматериковые	
	1. Равнинные участки, затопляемые в определенное время года	Расположены в понижениях возвышенных местностей и в низинах. Почва покрыта слоем воды или заболочена, но хорошо дренируется в течение значительной части вегетационного периода. Лиственные древесные породы, характерные для низин, или только травянистая растительность
	2. Сырые луга	В течение вегетационного периода почва не покрыта водой, но заболочена на глубину не более 10 см. Растительность: злаковые травы, осоки, ситники, широколиственные растения
	3. Мелкие болота	В период вегетации почва заболочена, часто покрыта слоем воды толщиной 15 см и более. Злаковые травы, осока (<i>Eleocharis</i>), рогоз, стрелолист, горец, алленрольфия. Важное местообитание водоплавающей птицы
	4. Глубокие болота	Почва покрыта слоем воды толщиной от 15 см до 1 м. Рогоз, тростник, камыш, осока (<i>Eleocharis</i>), водяной рис. Главные места размножения уток
	5. Открытые водоемы	Глубина менее 3 м. Окаймлены растительностью, поднимающейся над водой (рдест, наядовые, дикий сельдерей, кувшинка). Место размножения, кормления и гнездования уток
	6. Болота, заросшие кустарником	Почва заболочена, часто покрыта слоем воды толщиной до 30 см. Ольха, ивы, цефалантус, кизил. До некоторой степени используются для гнездования и кормления уток
	7. Лесные болота	Почва заболочена, часто покрыта слоем воды толщиной до 30 см. Около медленно текущих рек и ручьев и мелких озер, на плоских возвышенностях. На севере: лиственница американская, ель, клен красный, клен серебристый; на юге: дуб черный, дуб лировидный, нисса, эвкалипт
	8. Торфяные болота	Почва заболочена. Рыхлый моховой покров. Кусты вереска, сфагнум, осока
II.	Приморские	
	9. Мелкие марши	В период вегетации почва заболочена; во время приливов покрывается слоем воды толщиной до 15 см. Располагаются вдоль устьевых частей рек, находящихся в приливной зоне, в узких проливах и дельтах. Злаки и осоки. Важное местообитание водоплавающей птицы
	10. Глубокие марши	Во время приливов покрыты слоем воды толщиной от 15 до 90 см. Расположены по берегам рек и бухт в зоне приливов. Рогоз, водяной рис, <i>Leersia</i>
	11. Открытые пресные водоемы	Мелкие открытые водные пространства вдоль рек и узких проливов в приливной зоне. Растительность скудная или отсутствует. Важное местообитание водоплавающей птицы
Засоленные		
I.	Внутренние	
	12. Равнинные солончаки	Участки, затопляемые после обильных дождей. В течение вегетационного периода почва заболочена до глубины не более 10—15 см. Растительность: сведа, дистихлис, лебеда. Осенью—место кормления водоплавающей птицы
	13. Засоленные марши	В течение периода вегетации почва заболочена, часто покрыта слоем воды толщиной 60—90 см; мелководные озерные бассейны. Солончаковый твердостебельный камыш, руппия морская, рдест гребенчатый. Ценные местообитания водоплавающей птицы

Засоленные		
II.	14. Открытые засоленные водоемы	Постоянные мелководные соленые водоемы; глубина может быть различной. Рдест гребенчатый, харовые водоросли. Места кормления водоплавающей птицы
	Приморские	
	15. Равнинные солончаки	В период вегетации почва заболочена. Участки, изредка или регулярно затопляемые во время приливов. Дистихлис, сведа, солянка
	16. Сырые засоленные луга	В течение вегетационного периода почва заболочена, но редко затопляется во время прилива; это обращенная к суше сторона засоленных маршей. <i>Spartina</i> , дистихлис, <i>Scirpus lacustris</i> . Места питания водоплавающей птицы
	17. Нерегулярно затопляемые засоленные марши	В период вегетации иногда затопляются во время прилива при нагонном ветре. Вдоль берегов почти замкнутых бухт, узких проливов и т. п. Осока <i>Eleocharis acicularis</i> . Служит местом укрытия для водоплавающей птицы
	18. Регулярно затопляемые засоленные марши	Во время приливов средней высоты покрываются слоем воды толщиной 15 см и более. Вдоль берегов открытого моря и в узких проливах. На атлантическом побережье США: <i>Spartina</i> ; на тихоокеанском побережье: ситник <i>Juncus effusus</i> , саликорния
	19. Мелководные участки бухт и узких проливов	Участки соленоводных протоков и бухт; достаточно мелкие, так что дно периодически обнажается. Вся область расположена выше среднего уровня отливов. Места зимовки водоплавающей птицы
	20. Мангровые болота	Во время приливов средней высоты почва покрыта слоем воды толщиной 15—90 см, у берегов южной Флориды

(термоклина). К осени, с наступлением прохладной погоды, поверхностный слой воды охлаждается, температура на всех глубинах выравнивается, начинается перемешивание воды во всей толще озера и глубинная зона снова обогащается кислородом. Это период так называемой «осенней инверсии». В начале зимы температура верхнего слоя воды падает до 4° С и плотность воды уменьшается; оставаясь у поверхности, этот холодный слой препятствует перемешиванию. Теперь уже нижние слои воды теплее верхних. Так как при низких температурах разрушение органического вещества бактериями и интенсивность дыхания понижены, а холодная вода удерживает больше кислорода, зимой обычно не бывает значительной стагнации. Образование льда, однако, может приводить к нехватке кислорода и к тяжелому зимнему замору рыбы. Когда лед тает и более тяжелая вода поверхностного слоя опускается на дно, происходит *весенняя инверсия* (рис. 637).

Проточные водоемы отличаются от озер и прудов в трех важных отношениях: 1) течение регулирует и ограничивает распространение определенных организмов; 2) оно обуславливает интенсивный обмен различными веществами между водой и грунтом (донным и берего-

вым), так как проточные водоемы обычно не столь глубоки и обширны, как озера, и 3) при отсутствии загрязнения вода почти всегда содержит много кислорода. Диапазон температур в проточных водоемах обычно шире, чем в стоячих. Растения и животные обыкновенно прикреплены к каким-либо поверхностям, а неприкрепленные животные очень хорошо плавают. К характерным обитателям проточных водоемов относятся личинки ручейников и мошек, прикрепленные к дну зеленые водоросли, «инкрустирующие» диатомовые водоросли и водные мхи.

Кроме описанных выше, существует много других чрезвычайно интересных пресноводных местообитаний, важнейшие типы и особенности которых сведены в табл. 19.

380. СООБЩЕСТВА

Организмы, населяющие *местообитания* трех только что описанных типов — наземные, морские и пресноводные, — образуют крупные, легко распознаваемые комплексы (*био́мы*); каждый наземный биом характеризуется определенной климаксовой растительностью (деревья, кустарники, травы и т. д.), с кото-

рой связаны определенные формы животных. В биом может входить одна или несколько естественных группировок организмов (*сообществ*). Например, в Северной Америке лиственный лес может быть в одних районах буково-кленовым, а в других дубово-каштановым. Сообществам очень часто дают названия по тем организмам, которые больше всего бросаются в глаза; в наземных местообитаниях это обычно какое-нибудь растение, а в морских — животное (например, «сообщество морских желудей» на литорали и т.п.).

Состав сообщества определяется тем, какие организмы встречаются в данной области и каким из них подходят условия, существующие в данном местообитании. Таким образом, создается смешанная популяция из нуждающихся друг в друге, взаимозависимых видов; состав ее может несколько изменяться вследствие гибели и замещения особей, иммиграции и эмиграции, а также сезонных изменений. Однако сообщества отнюдь не носят случайный характер. Каждое сообщество имеет некую упорядоченную структуру, т. е. в нем сосуществуют определенные виды в определенных соотношениях. Один вид доминирует, а другие встречаются реже. Однако в разных местах или в разное время то или иное место в сообществе может быть занято разными видами, так что функционально сходные сообщества могут иметь совершенно различный видовой состав. Каждому сообществу свойственны определенная организация пищевых (трофических) связей и определенный тип «обмена веществ». Аналогичные сообщества в разных географических районах включают экологически эквивалентные формы организмов. Например, кактусы в пустынях Нового Света соответствуют молочаям Старого Света, которые внешне несколько сходны с кактусами, но не родственны им. Кенгуру — это австралийский экологический эквивалент североамериканских бизонов и антилоп. В каждом случае эквивалентные организмы занимают в соответствующих сообществах сходные «ниши», т. е. играют сходную роль. *Экологическую нишу* организма образно определяют как его «профессию», тогда как *местообитание* — это его «адрес». В биологическом сообществе может быть лишь определенное число представителей той или иной «специальности». Каждый организм использует сообщество каким-то способом, недоступным для других организмов; два разных вида не могут занимать одну и ту же нишу (*принцип конкурентного взаимоисключения*).

Однако жизнь сообщества нельзя понять, рассматривая его лишь со стороны видового состава, численности особей или общей массы

живого вещества (*биомассы*). Для того чтобы разобраться в функциональных аспектах, необходимо исследовать также *энергетические* взаимоотношения данного сообщества.

Все организмы находятся в неразрывной связи друг с другом и с окружающей их неживой природой. Все они, взятые вместе (организмы и их среда), составляют *экосистемы*. Ни один организм не может жить вне определенной среды. Живые и неживые элементы экосистемы совместно осуществляют круговорот веществ, их превращение и накопление и преобразование энергии.

381. ЭНЕРГИЯ И ЭКОСИСТЕМЫ

Большая часть энергии солнечных лучей, падающих на Землю, в конце концов рассеивается в форме тепла. Растения поглощают незначительную долю световых лучей, и лишь малая доля поглощенной ими энергии превращается в потенциальную энергию питательных веществ; остальную часть растения вновь отдают в виде тепла. Все живое, за исключением зеленых растений, получает энергию, потребляя продукты фотосинтеза растений или хемосинтеза микроорганизмов. Таким образом, живые организмы — это относительно устойчивые системы, через которые проходит поток энергии и вещества. Материалы неживой среды, попадая внутрь живых организмов, временно приобретают форму того или иного организма, а затем возвращаются в окружающую среду. Поскольку количество подходящего материала на Земле конечно, он должен непрерывно использоваться вновь и вновь, иначе жизнь прекратилась бы. Если бы все организмы в конце концов поглотили весь доступный азот нашей планеты и связали его в форме веществ, непригодных для дальнейшего использования, то жизнь не могла бы больше существовать. В лаборатории можно выращивать чистую культуру какого-нибудь организма, доставляя ему молекулы, необходимые для обмена веществ. Но если прекратить это снабжение извне, то культура, использовав оставшийся запас необходимых веществ, погибнет. Человек, сам того не сознавая, нередко создает аналогичную ситуацию в природе, и число подобных случаев внушает тревогу. Так, в результате деятельности человека сейчас осталось уже очень мало девственных влажных тропических лесов. В Африке, например, расчищают участки влажного леса для выращивания маниока. Без удобрений такой участок дает урожай в течение 2 или 3 лет, после чего его забрасывают и расчищают новую территорию для посевов. На заброшенном участке,

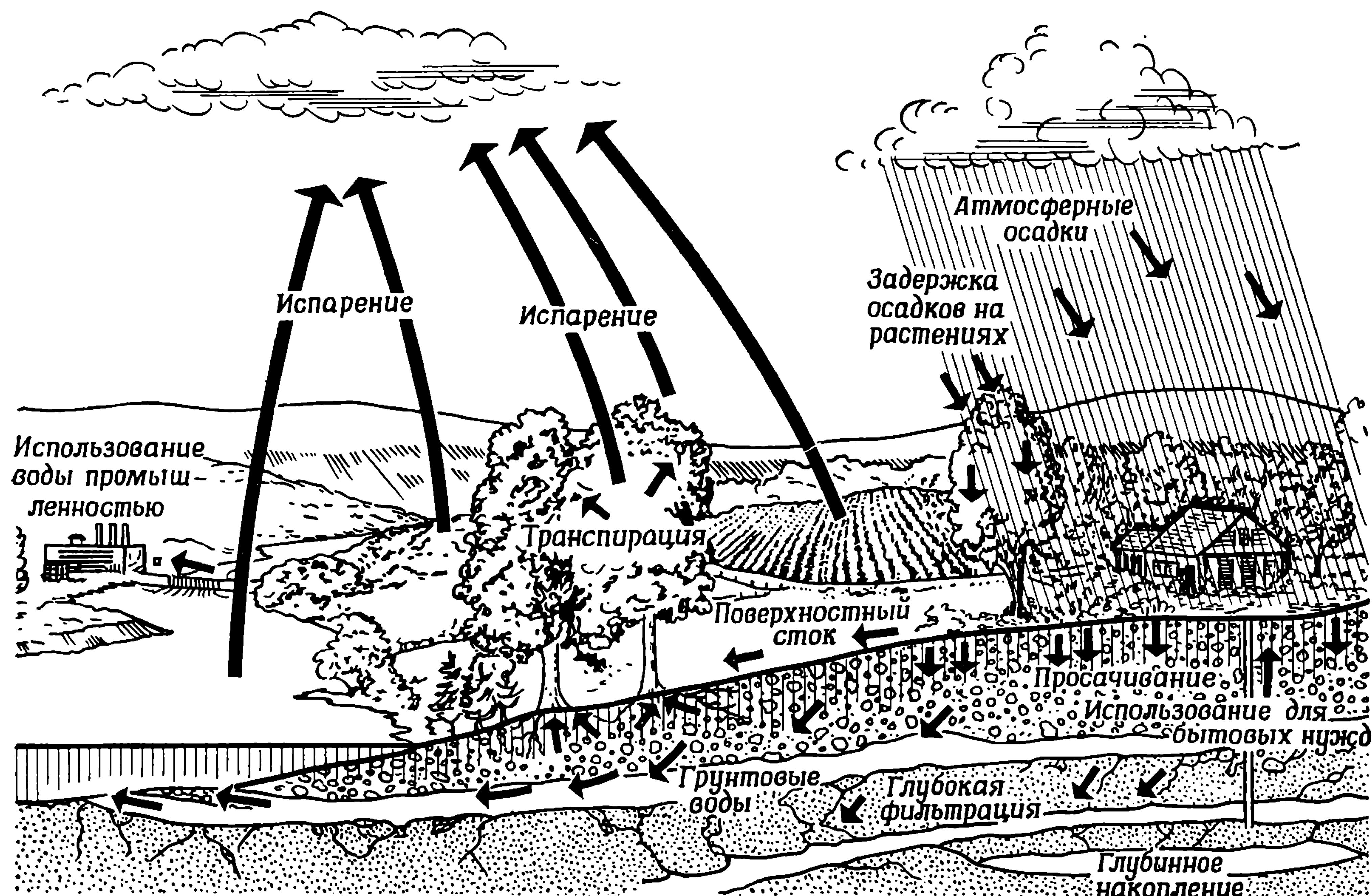


Рис. 638. Круговорот воды.

вероятно, никогда уже не вырастет зрелый тропический лес. Слой почвы в этих лесах тонкий, и она бедна минеральными питательными веществами, так как последние вымываются дождями. Тропический лес, находящийся в довольно неустойчивом равновесии с почвой, может сохраняться лишь до тех пор, пока это равновесие не нарушено. Нарушение сложившегося равновесия человеком ведет к безвозвратной гибели леса. В технически развитых странах делается то же самое, но более совершенным образом, гораздо более эффективно и со столь же разрушительными последствиями. Можно привести много других трагических примеров, показывающих, что ни один организм не может жить сам по себе, что все организмы должны действовать совместно, обеспечивая многократное, циклическое использование ограниченного запаса необходимых веществ, и что человек нередко действует как великий разрушитель, подрывающий важнейшие стороны экологического равновесия. Необходимость поддержания экологического равновесия и круговорота веществ помогает понять, почему жизнь не представлена на всей планете лишь одной-единственной формой и почему организмы, объединенные в сложные взаимодействующие сообщества, состоящие из многих различных видов, оказываются более приспособленными, чем если бы

они жили обособленно. Из этого ясно, что эволюция организмов определяется не только факторами абиотической среды (температура, почва, pH, соленость и т. п.), но и взаимоотношениями данного вида с другими организмами, с которыми он так или иначе связан. Организмы образуют сообщество, но в то же время сообщество формирует входящие в его состав организмы.

382. КРУГОВОРОТЫ ВЕЩЕСТВ

Рассматривая энергетические и другие сложные аспекты существования экосистем, удобно принять следующую терминологию: используемые вещества (вода, двуокись углерода, кислород, азот, фосфор и т. д.) называть *сырьем*, а все организмы разделить на *производителей*, или *продуцентов*, органического вещества (это главным образом фотосинтезирующие организмы) и на *потребителей* этого вещества, или *консументов* (это главным образом животные, а также грибы и многие бактерии). Некоторые экологи выделяют грибы и бактерии в особую группу, называя их *разрушителями* органического вещества. На суше главные *первичные производители* — цветковые растения, а *первичные потребители* — растительноядные позвоночные и насекомые. Все хищники и парази-

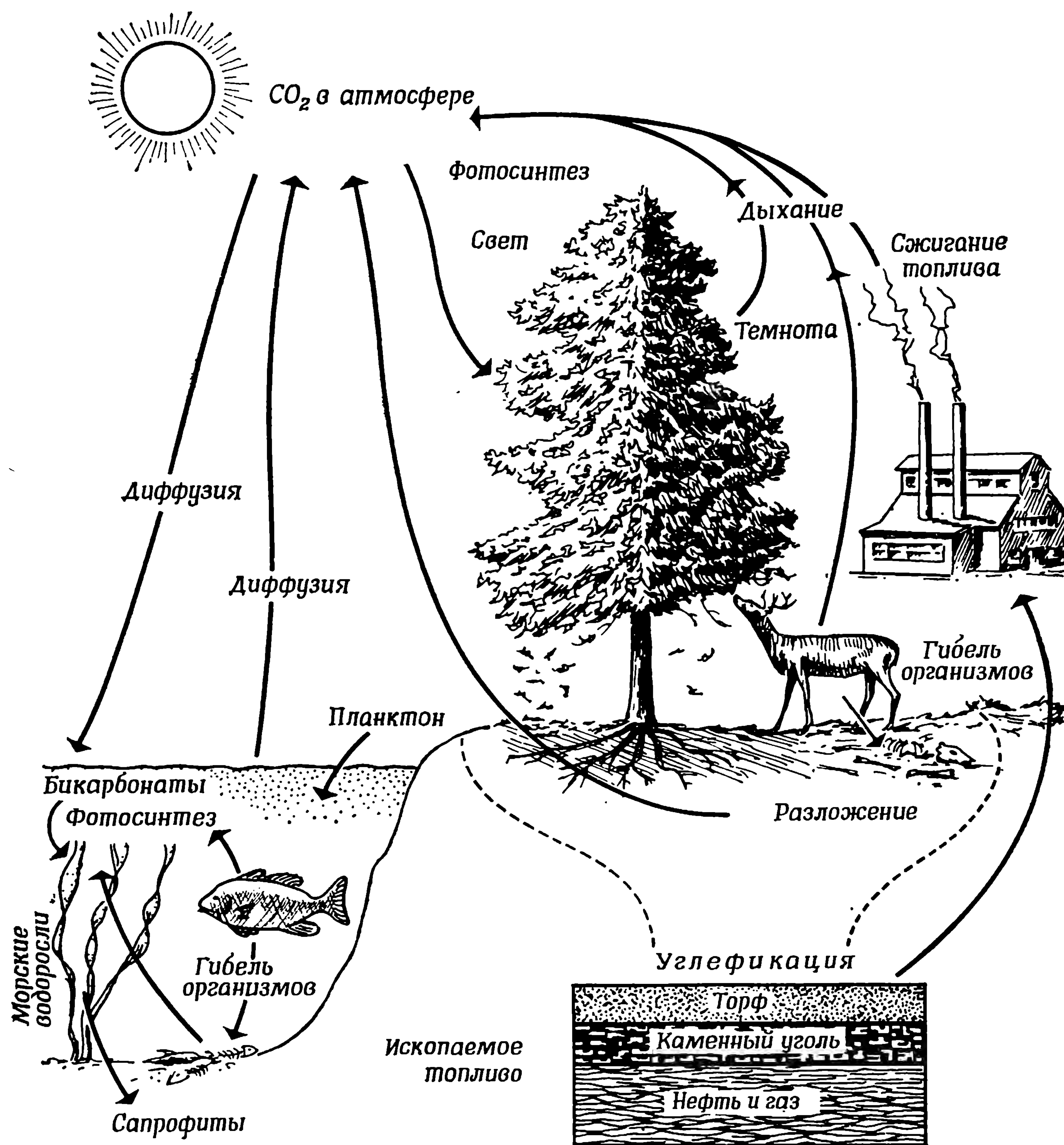


Рис. 639. Круговорот углерода в экосистеме (подробности в тексте).

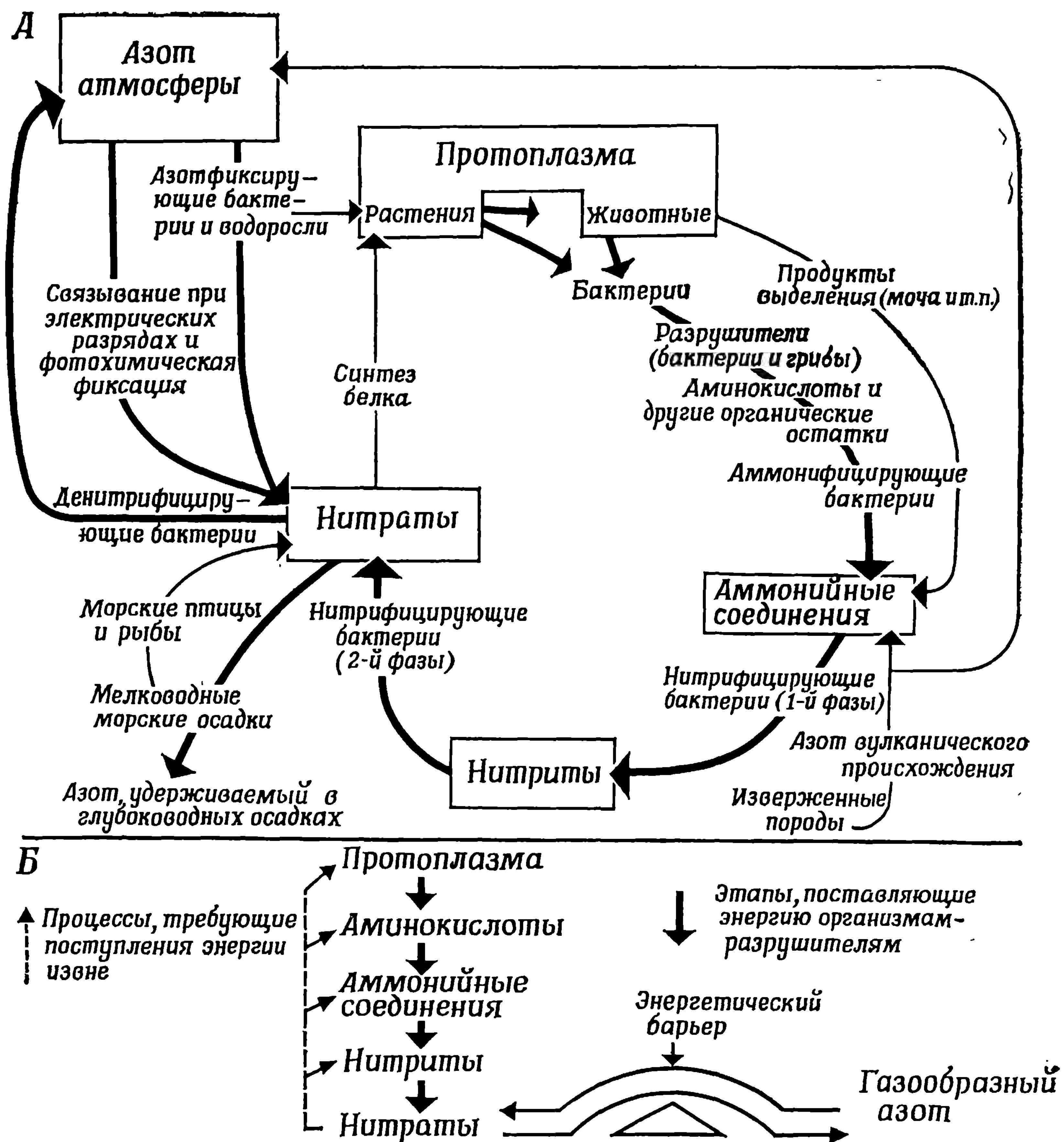
ты, которые живут за счет первичных потребителей, являются *вторичными потребителями*. В море первичным производителем служит фитопланктон (особенно диатомовые водоросли и динофлагелляты); к потребителям относятся зоопланктон, морские млекопитающие (беззубые киты и т. п.), медузы, ракообразные, моллюски, морские черви, костные рыбы, морские птицы и все питающиеся этими животными хищники и паразиты. В пресных водах производители — это тот же фитопланктон, а на мелких участках — укореняющиеся и плавающие водные растения, потребители — зоопланктон, личинки насекомых, ракообразные, рыбы, а также водяные грибы и бактерии, обычно разлагающие донный материал; все эти организмы играют жизненно важную роль, возвращая в круговорот существенные элементы протоплазмы.

Круговорот некоторых веществ носит преимущественно *геохимический* характер, хотя из-

вестную роль в нем играют и живые организмы. О круговороте веществ, связанном с образованием и эрозией *осадочных* пород, говорилось в разд. 371. *Круговорот воды*, представленный на рис. 638, — это замкнутый цикл, который может совершаться и в отсутствие жизни, но живые организмы видоизменяют его. *Круговорот углерода* (рис. 639) связан с использованием CO_2 при фотосинтезе; в процессе дыхания растение возвращает CO_2 в атмосферу. Животные, поедая растения, возвращают в воздух добавочные количества CO_2 ; после своей смерти они, так же как и растения, служат субстратом для роста бактерий и грибов, которые в конечном счете расщепляют органическое вещество до CO_2 . Эрозия и растворение известняка приводят к освобождению карбонатов, а затем и CO_2 . Некоторые организмы, погребенные в осадках, выводят из круговорота большие количества углерода, накапливающиеся в форме нефти, газа, каменного угля и торфа; однако при сжи-

Рис. 640. Два способа изображения биогеохимического круговорота азота.

Круговорот азота — пример относительно совершенного, саморегулирующегося цикла, в котором суммарные количества доступного азота почти не изменяются (в биосфере в целом или в крупных экосистемах), несмотря на быструю циркуляцию веществ. А — циркуляция азота между макроорганизмами и окружающей средой при участии микроорганизмов, которые ответственны за ряд ключевых этапов. Б — те же основные этапы, но расположенные таким образом, что богатые энергией формы азота оказываются вверху; это позволяет сразу отличить этапы, требующие затраты энергии, от процессов, протекающих с освобождением энергии.



гании этих горючих материалов углерод снова освобождается в виде CO_2 . Организмы, обладающие известковыми раковинами, при своей гибели также временно связывают углерод, участвуя в образовании известняков или коралловых рифов.

Атмосферный азот связывается при разрядах молний и в результате жизнедеятельности азотфиксирующих бактерий и водорослей, которые превращают его в растворимые нитраты. Нитраты попадают в почву или в воду, где они могут быть использованы растениями (рис. 640). Некоторое количество азотистых соединений выделяют в почву растения и животные; остальной азот в конце концов высвобождается при расщеплении растительного и животного материала бактериями, которые превращают его азотистые вещества в аммиак. Аммиак образуется также при вулканических процессах. Нитрифицирующие бактерии 1-й фазы превращают аммиак в нитриты, из которых нитрифицирующие бактерии 2-й фазы образуют нитраты. Денитрифицирующие бактерии возвращают

азот в атмосферу. Такой же круговорот совершается и в морских местообитаниях.

Круговорот фосфора, вероятно, более прост (рис. 641). В то время как резервуаром азота служит воздух, резервуар фосфора — это горные породы, из которых он высвобождается при эрозии. Большая часть фосфора при этом снова теряется, так как вода смывает его в море, где он связан в морских осадках и может стать доступным только тогда, когда здесь произойдет поднятие земной коры. В мелководных морских осадках фосфор доступен для рыб, которых в свою очередь поедают морские птицы; они возвращают фосфор в круговорот со своими экскрементами (гуано), снова смываемыми в море, где их используют планктонные организмы и рыбы. Есть некоторые основания полагать, что фосфор возвращается в круговорот не полностью и что доступные ресурсы его в конце концов иссякнут. Истощению этих ресурсов способствует человек, который добывает и в конечном счете безвозвратно теряет больше фосфора, чем возвращает в оборот.

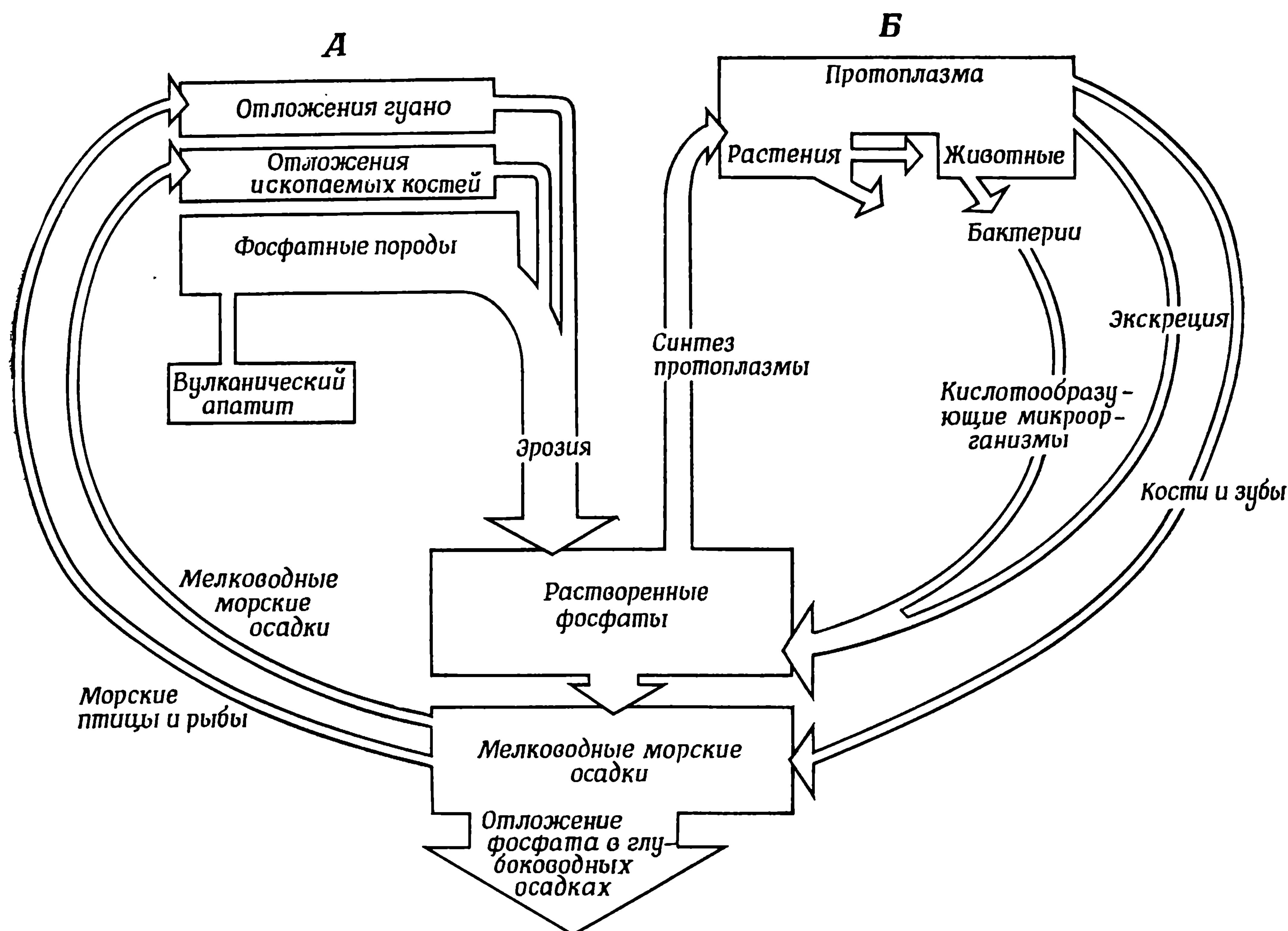


Рис. 641. Круговорот фосфора.

Фосфор — элемент относительно редкий по сравнению с азотом. Отношение $P : N$ в природных водах составляет около $1 : 23$. Масштабы химической эрозии в США оценивают величиной 34 т на 1 км^2 . После возделывания целинных земель Среднего Запада США на протяжении 50 лет содержание P_2O_5 в них уменьшилось на 36%. Таким образом, возвращение фосфора в почву не компенсировало его потери, связанные с отложением фосфора в глубоководных осадках.

С 1944 года человек начал вводить в биохимический круговорот радиоактивные вещества. Значение некоторых из них можно проиллюстрировать на примере стронция-90. В цикле образования и эрозии осадков стронций перемещается вместе с кальцием. Кальций составляет 7% материала, переносимого реками. Стронций попадает вместе с кальцием в систему биологического круговорота. На Крайнем Севере, где выпадало большое количество радиоактивных осадков, лишайники поглощают почти 100% радиоактивных частиц, падающих на землю. Северные олени, питающиеся лишайниками, концентрируют стронций в своем организме, а затем он накапливается в тканях людей, употребляющих в пищу мясо этих животных; в организме некоторых людей уже сейчас содержится $\frac{1}{3} - \frac{1}{2}$ допустимой дозы стронция. Эта проблема существует и в других районах. В Европе и Северной Америке отмечено неуклонное повышение содержания стронция в ко-

стях у детей и взрослых, получивших его с молоком от коров, которые в свою очередь получили его от растений.

383. ПОТОК ЭНЕРГИИ

Как мы видели, во всякой экосистеме необходимые для жизни вещества сохраняются благодаря сложным циклическим процессам, которые делают возможным многократное использование этих веществ. Количество вещества ограничено, однако энергия практически неиссякаема. Поэтому в отличие от замкнутого круговорота веществ поток энергии является односторонним, т. е. незамкнутым (рис. 642). Количество энергии на любой стадии процесса можно оценить, если сжечь соответствующий материал в калориметре и измерить количество образовавшегося при этом тепла. Изучение потока энергии позволяет получить дополнительные сведения о функциональной структуре био-

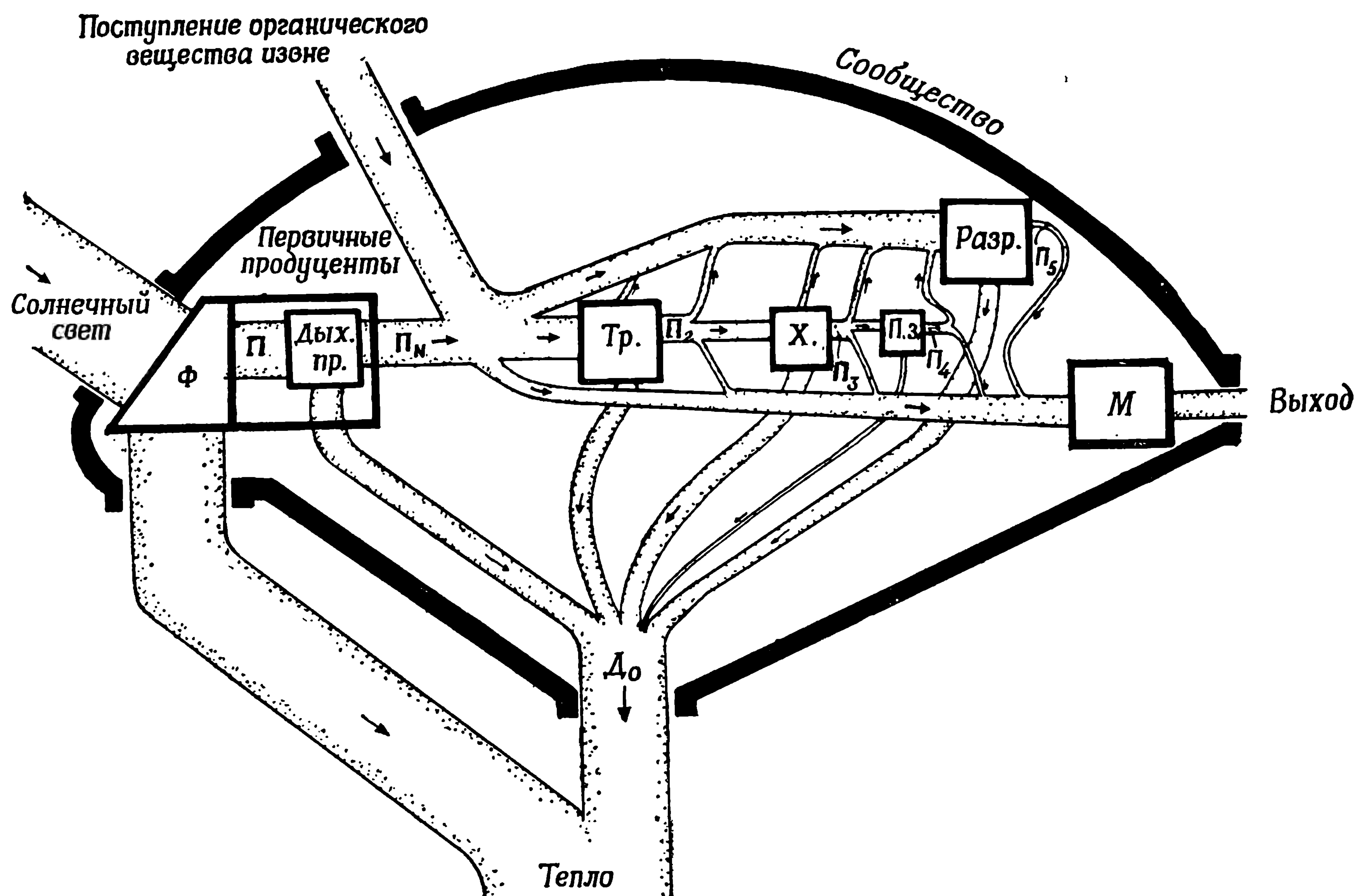


Рис. 642. Схема потока энергии в сообществе.

Показаны связывание и перенос энергии различными членами сообщества и большие потери ее в процессах дыхания на каждом этапе переноса. Сравните односторонний поток энергии через сообщество, представленный на этой схеме, с замкнутым круговоротом веществ (фиг. 639 и 640). P — общая первичная продукция; P_N — чистая первичная продукция (растениями); P_2 , P_3 , P_4 и P_5 — вторичная продукция на соответствующих уровнях; Φ — фотосинтез; Дых. пр. — дыхательные процессы; Тр. — травоядные; Х. — хищники; П. з. — последнее звено в цепи питания; Разр. — разрушители (грибы и бактерии); М — мертвое органическое вещество; D_0 — дыхание всего сообщества.

тических сообществ. Кроме того, оно позволяет выяснить потенциальную биологическую продуктивность данного местообитания. Располагая такими сведениями, можно вычислить, сколько особей каждого вида могло бы здесь существовать.

От первичных производителей, т. е. растений, исходная потенциальная энергия передается растительноядным животным, затем хищникам и паразитам, живущим за счет этих животных, и, наконец, после их смерти проходит через микроорганизмы, разлагающие их тела. На каждом из этих этапов значительная часть энергии рассеивается в виде тепла. В результате этой непрерывной потери энергии поток ее должен последовательно уменьшаться. На каждом уровне энергия теряется главным образом в процессах дыхания, но имеются также потери, связанные с неполным усвоением пищи. В последнем случае энергия теряется не сразу, так как непереваренная пища (в виде экскрементов) подвергается действию микроорганизмов

и только после этого ее энергия рассеивается в форме тепла. Среди сельскохозяйственных животных самым эффективным преобразователем энергии оказались свиньи. При наилучшем уходе около 20% энергии, получаемой свиньями с кормом, идет на прирост их биомассы. Эта величина ясно свидетельствует о низкой эффективности биологических систем переноса энергии вообще. Так как последовательные этапы такого переноса состоят в поедании одних организмов другими, такую систему называют *цепью питания*. В описательном плане цепи питания можно разделить на три типа: с участием 1) хищников, 2) паразитов и 3) сапрофитов. Одновременно функционирует много различных цепей, связанных между собой в единую систему, которую называют *сетью питания*. Пример такой сети представлен на рис. 643.

Перенос энергии через сообщество организмов начинается с поглощения солнечного света и использования его в процессе фотосинтеза. Этот процесс не особенно эффективен. Всего

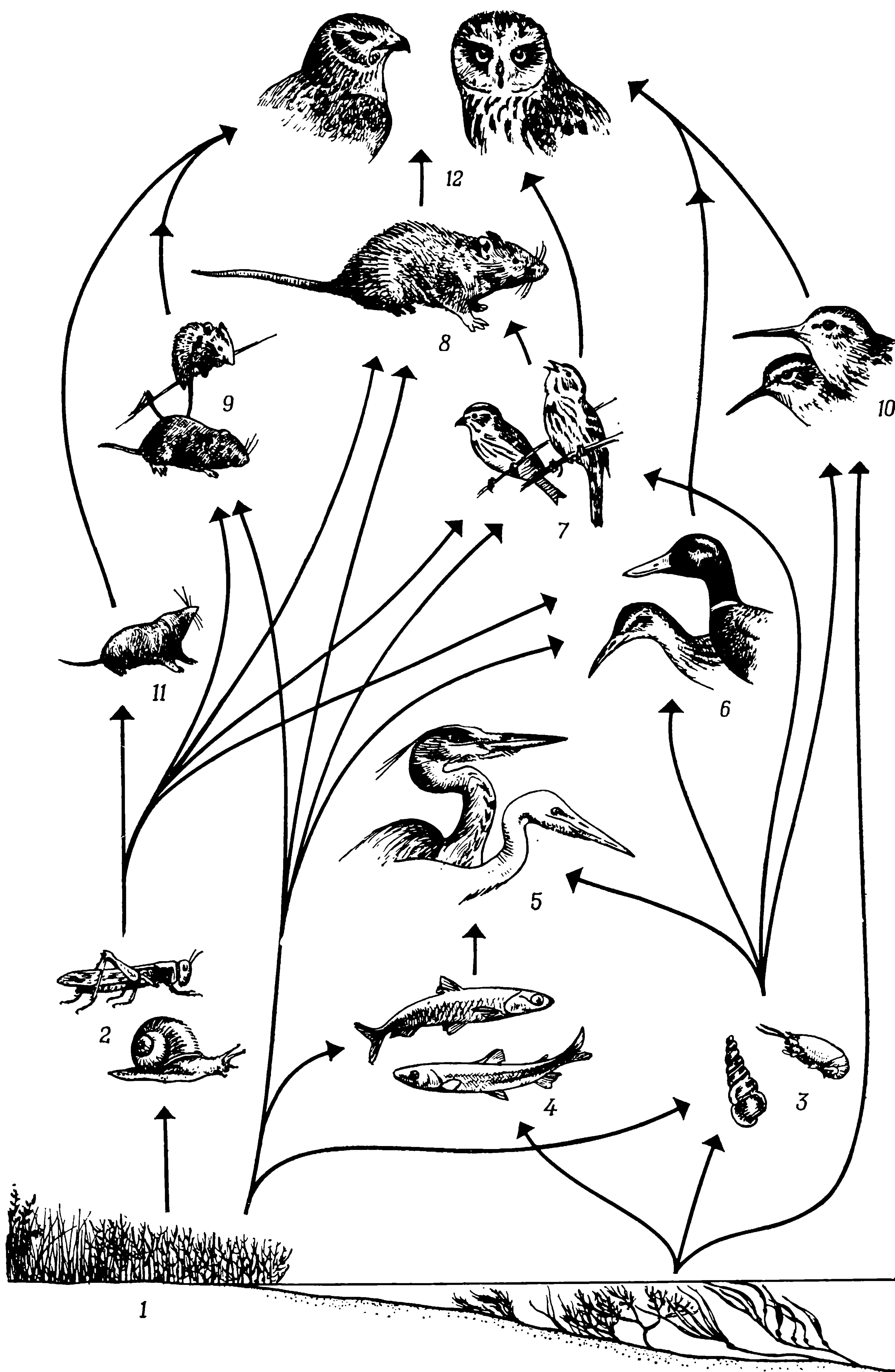
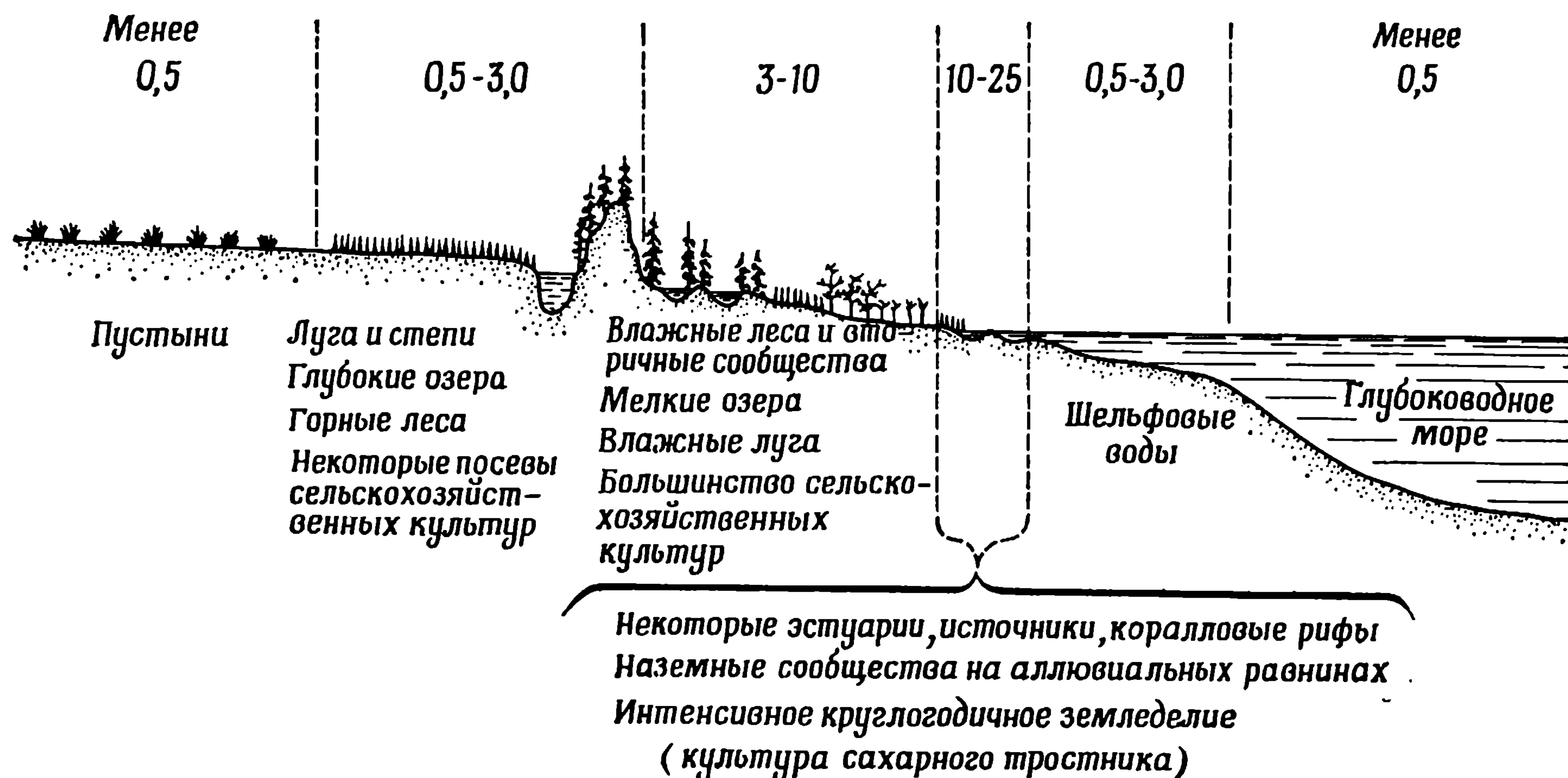


Рис. 643. Зимняя пищевая сеть в лимане (доминирующее растение — *Salicornia*) бухты Сан-Франциско.

Организмы — продуценты — наземные и болотные растения (1) — служат пищей для травоядных наземных беспозвоночных, в данном случае для кобылки и улитки (2). Морские растения поедаются растительноядными беспозвоночными (3), живущими в открытом море и на литорали. Рыбы корюшка и анчоус (4) питаются растительным материалом из обеих экосистем; эти рыбы в свою очередь служат пищей для хищников первого порядка — большой голубой цапли и белой цапли (5). В эту сеть входит также ряд всеядных птиц и млекопитающих: пастушок-трескун и кряква (6), два вида саваннных воробьев (7), серая крыса (8), калифорнийская полевка и мышь-малютка (9), два вида куликов-песочников (10). Землеройка (11) является хищником первого порядка, а на верхнем уровне сети находятся хищники второго порядка — полевой лунь и болотная сова (12).

Рис. 644. Распределение мировой продукции органического материала (в граммах сухого вещества на 1 м^2 в сутки; по данным о среднесуточной биопродуктивности главных типов экосистем).



лишь 8% солнечных лучей, достигающих Земли (в пересчете на их энергию), падает на растения, и только 2% от этого количества используется для фотосинтеза. Часть накопленной таким образом энергии (первичной продукции) расходуется самим растением; оставшая часть, сохраняемая в виде прироста органического вещества, представляет собой *накопление чистой продукции*. Например, накопление чистой продукции 55-летних посадок обыкновенной сосны (*Pinus sylvestris*) составляет около $442 \cdot 10^{10}$ кал/га. Это соответствует преобразованию в среднем около $8 \cdot 10^{10}$ кал солнечной энергии в год, тогда как средняя годовая инсоляция достигает примерно $770 \cdot 10^{10}$ кал/га. Таким образом, эффективность обыкновенной сосны составляет около 1,3%. Эффективность тропических лесов равна примерно 2%, а плантаций сахарного тростника — около 1,9%.

Накопляемая энергия сохраняется в виде прироста *биомассы*. Часть этой биомассы ежегодно теряется в результате гибели и разложения организмов (или их отдельных тканей); оставшая, живая, часть составляет так называемое *общее количество биомассы*, или *урожай на корню*. Как и следует ожидать, последняя изменяется в зависимости от времени года. В травянистых биомах биомасса ежегодно обновляется, а в лесах значительная часть энергии сохраняется в форме древесины. В энергетическом отношении наиболее продуктивные экосистемы — это коралловые рифы и эстуарии, а наименее продуктивные — пустыни и зоны открытого моря (рис. 644). Судя по имеющимся данным, продукция растительного материала в каждой данной области, по-видимому, достигла некоторого оптимального уровня, лимитируемого только климатом и почвой.

Организмы-потребители находятся в зависимости от накопления чистой продукции зелеными растениями. Однако та часть этой продукции, которая доступна для растительноядных животных, усваивается ими не полностью: некоторые мыши ассимилируют почти 90% своей пищи, а кузнечик — всего лишь 30%. Во всех случаях большая часть полученной энергии идет на поддержание жизни и в конце концов теряется в процессах дыхания и теплоотдачи; она уже не может быть использована экосистемой. Остаток энергии накапливается в виде новых тканей и новых особей. Именно эту накопленную травоядными животными энергию могут использовать хищники.

Экологи отображают пищевые взаимоотношения в сообществах при помощи разного рода «экологических пирамид». Существует три основных типа таких графических отображений: *пирамида чисел*, *пирамида биомассы* и *пирамида потока энергии*; все они сопоставлены на рис. 645. Геометрия *пирамиды чисел* вытекает из следующих фактов: 1) лишь огромное множество мелких организмов может быть равно по своей массе одному крупному организму; 2) в каждом звене цепи питания происходит потеря энергии, так что лишь небольшая часть ее доходит до высших уровней пирамиды, и 3) интенсивность обмена у мелких организмов гораздо выше, чем у крупных. *Пирамида биомассы* лучше иллюстрирует количественное распределение общего количества биомассы между различными уровнями. Если построить для любого данного момента график общего веса особей на последовательных уровнях, то действительно получится довольно правильная «пирамида» — при условии, что разные организмы сравнимы между собой по величине. Если же организмы

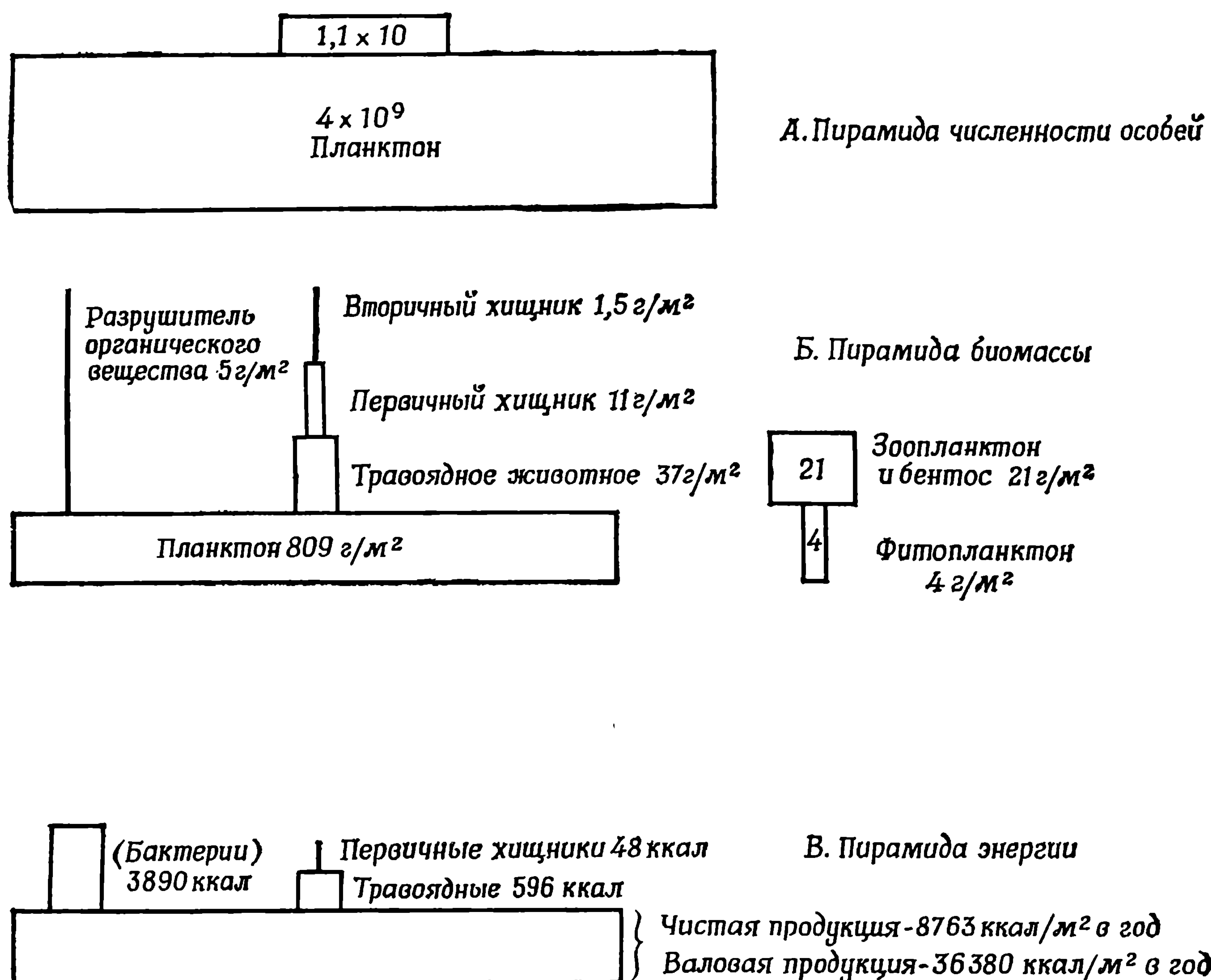


Рис. 645. Экологические пирамиды.

на нижних уровнях несоизмеримо мельче, чем на верхних, то пирамида может оказаться перевернутой. Более мелкие организмы благодаря их интенсивному метаболизму и быстрому обновлению живых тканей расходуют больше энергии при меньшей биомассе. Коротко говоря, число и масса организмов, которые могут существовать на данном уровне, зависят от скорости образования нужной им пищи. *Пирамида потока энергии* дает наилучшее представление о функциональной природе сообществ. В то время как другие пирамиды отображают лишь ситуацию в какой-то данный момент, пирамида энергии показывает скорость потока пищи во всех звеньях цепи питания. Зная распределение энергии в этой цепи, а также среднюю массу особи и среднюю продолжительность ее жизни, можно вычислить общее количество биомассы и число особей в сообществе.

384. ПОПУЛЯЦИИ

На основании оценки потока энергии нельзя, однако, определить размеры отдельных популяций, входящих в сообщество. К тому же величина популяции обычно не бывает постоянной. Некоторые ее колебания носят плавный и упорядоченный характер и в ряде случаев

бывают циклическими; другие могут быть резкими и нерегулярными. Эти изменения обусловлены различными причинами, например колебаниями рождаемости и смертности, иммиграцией и эмиграцией особей. В некоторых случаях изменение величины популяции определяется одной лишь рождаемостью. Такова, например, причина весеннего и осеннего «цветения» диатомовых водорослей и динофлагеллят. Каждая клетка делится, затем каждая из дочерних клеток снова делится и т. д., т. е. численность растет в геометрической прогрессии (1, 2, 4, 8, 16...). В этом случае график увеличения числа особей в ряде поколений представляет собой логарифмическую, или экспоненциальную, кривую (рис. 646). Другим примером такого почти экспоненциального роста популяции служит размножение атлантического морского окуня в бухте Сан-Франциско, где в 1879 и 1881 годах было выпущено 435 особей. В 1899 году улов этой рыбы составил здесь около 600 т. Очевидно, что в природных условиях экспоненциальный рост не может продолжаться безгранично. Раньше или позже, причем довольно внезапно, вступает в действие тот или иной *лимитирующий фактор*. В случае цветения фитопланктона таким фактором служит количество питательных веществ. Скорость размножения падает, на численности популя-

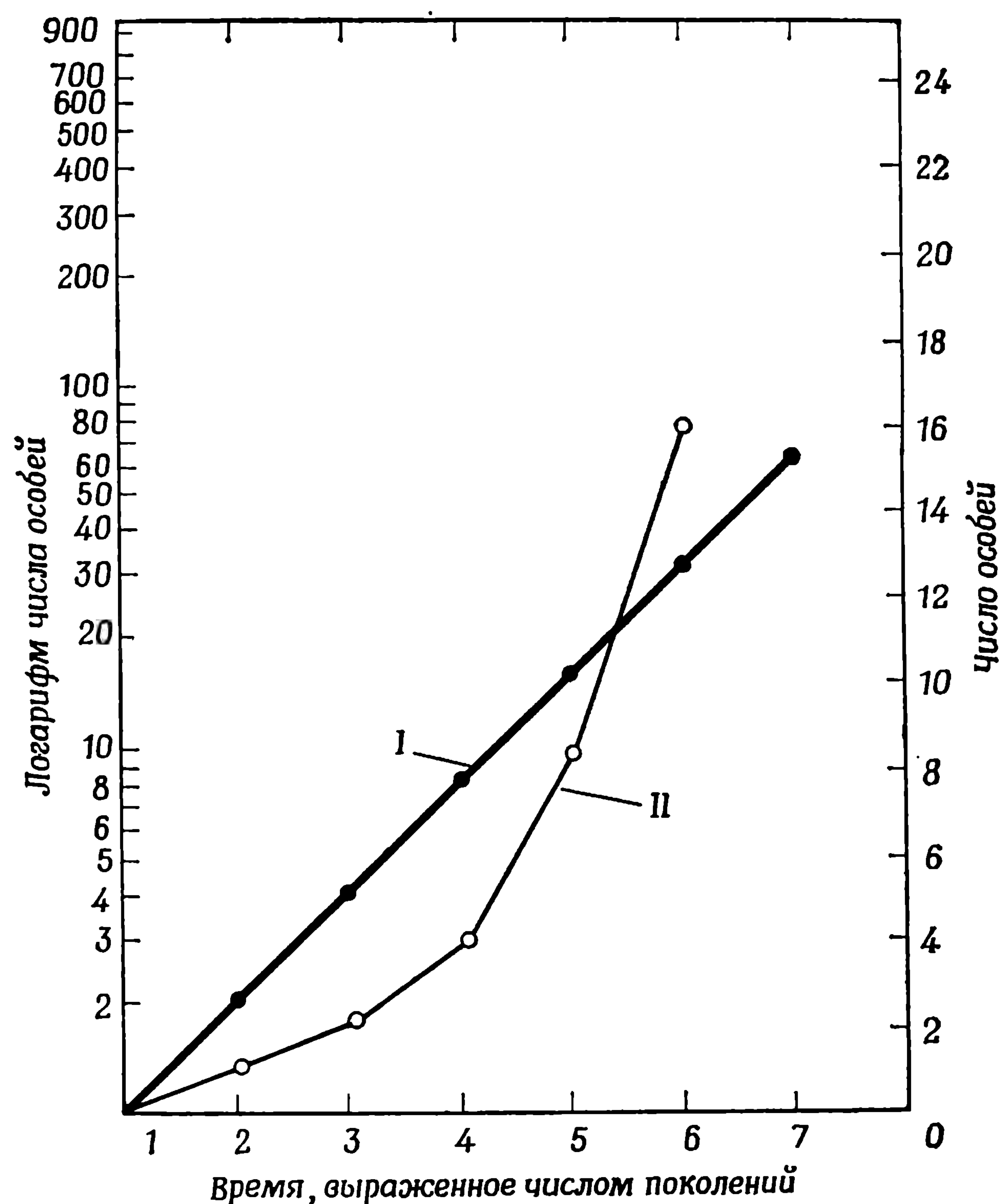


Рис. 646. Экспоненциальный рост популяции, представленный графически двумя способами: в логарифмической шкале (кривая I) и в линейной (кривая II).

ции начинает сказываться смертность, и она резко сокращается.

Другая форма роста популяции характеризуется *S-образной кривой*. В этом случае прирост постепенно замедляется и наступает *равновесие*. Этот верхний уровень, к которому, как говорят, *асимптотически* приближается величина популяции, иногда называют *емкостью* данного местообитания или области. Около 1800 года на Тасманию были завезены овцы, и в последующие годы велся тщательный учет их численности. Примерно к 1850 году популяция быстро выросла до 1 700 000 голов и с тех пор (до 1934 года) оставалась более или менее постоянной, с небольшими нерегулярными отклонениями, обусловленными, вероятно, климатическими факторами, которые ограничивают величину рентабельного поголовья.

Возрастная кривая смертности может быть различной у разных видов (рис. 647). Вымирание народившегося поколения может быть *экспоненциальным*, если смертность не изменяется с возрастом (кривая II на рис. 647); такая кривая (при логарифмической шкале числа особей это будет прямая линия) характерна

для бактерий и некоторых птиц. Другим организмам свойственно резкое увеличение смертности в старших возрастах; в этом случае кривая будет выпуклой (кривая I). Примером может служить человек. Наконец, у многих организмов наибольшая смертность падает на ранний возраст, что дает вогнутую кривую (кривая III).

У многих насекомых, которые выводятся один раз в год и живут не более года, последовательные поколения не перекрываются. У большинства других видов, живущих дольше или размножающихся несколько раз в год, поколения перекрываются и, следовательно, популяция имеет определенную *возрастную структуру*. Для каждой возрастной группы характерна своя скорость размножения и вымирания, которые при неизменных внешних условиях довольно постоянны. Численные соотношения между различными группами влияют на величины рождаемости и смертности для популяции в целом и определяют скорость ее обновления. Это связано с тем, что смертность изменяется с возрастом, а в размножении обычно принимают участие определенные возрастные группы. При любом возрастном распределении этих процессов (смертности и размножения), если оно постоянно, создается определенная возрастная структура популяции; поэтому при постоянных внешних условиях для каждой популяции характерен некоторый стабильный возрастной состав и рост ее протекает плавно. Эта стабильная возрастная структура может временно изменяться в результате необычного повышения рождаемости или смертности, но в конце концов она возвращается к норме. При идеальных условиях, когда ресурсы среды ничем не ограничены, относительная скорость роста популяции (т. е. величина ее прироста за единицу времени в расчете на 1 особь) максимальна и постоянна. Эту скорость часто называют *биотическим потенциалом*; она характеризует внутреннюю потенциальную способность данной популяции к росту. Рост некоторых лабораторных популяций насекомых и грызунов приближается к этому максимуму. Приведем некоторые сравнительные цифры прироста популяции за 1 год в расчете на 1 особь женского пола: человек — 0,0055; серая крыса в лаборатории — 5,4; большой мучной хрущак — 36,8. Если бы экспоненциальный рост продолжался в течение года, то популяция человека увеличилась бы в 1,0055 раза, популяция крыс — в 221 раз, а популяция мучного хрущака — в $1,06 \cdot 10^{15}$ раз. В действительности условия среды ограничивают скорость роста; разность меж-

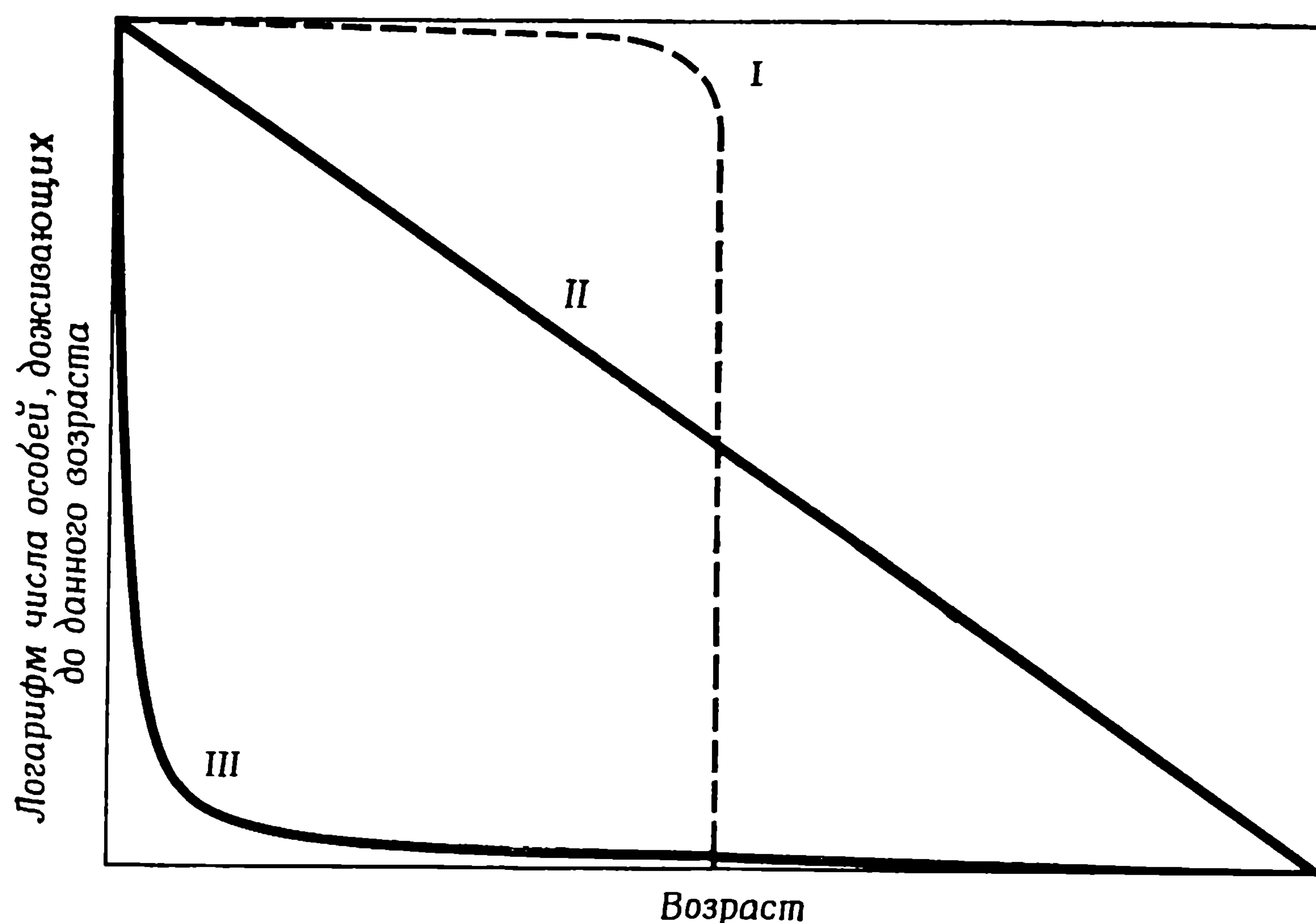


Рис. 647. Теоретически возможные типы кривой выживания.

Выживание можно изобразить в линейной или в логарифмической шкале; последняя дает лучшее представление о характере смертности, так как при смертности, не зависящей от возраста, получается прямая линия.

ду теоретической и действительной скоростями служит мерой «сопротивления среды».

До сих пор мы рассматривали популяции так, как если бы они представляли собой некие изолированные единицы. В действительности к рождаемости и смертности добавляются еще эмиграция, иммиграция и общая миграция. В большинстве случаев эмиграция и иммиграция уравнивают друг друга; однако массовые перемещения особей в том и другом направлении сильно влияют на структуру популяции. Эффект перемещения зависит в свою очередь от состояния популяции: если популяция находится на грани вымирания, массовая иммиграция может предотвратить ее гибель; если же численность популяции чрезмерно велика, массовая эмиграция может привести к ее катастрофическому сокращению (например, в тех случаях, когда белые совы или лемминги покидают перенаселенную область).

Миграция — это особый случай перемещения особей, когда почти вся популяция на время уходит из определенного района. Сезонные или суточные миграции позволяют организмам использовать оптимальные условия среды в таких местах, где они не могли бы жить постоянно. Перебираясь с места на место вслед за перемещением оптимальных условий, такие виды могут сохранять высокую активность и поддерживать большую плотность популяции и в те периоды, когда немигрирующие виды переходят в неактивное состояние (в состояние диапаузы или зимней спячки). Во всех случаях на миграцию особей большое влияние оказывают естественные преграды — вода (для нелетающих наземных видов), суша и различия

в солености воды (для водных организмов), крайние температуры, горные хребты и т. п. Весьма вероятно, однако, что внутрипопуляционные факторы оказывают более сильное влияние на размеры популяции, чем перемещение особей.

Какие же факторы ограничивают рост популяций? Почему одни виды встречаются в изобилии, а другие редки? Для некоторых видов решающее значение имеют физические факторы. В особенности это относится, видимо, к мелким организмам с коротким жизненным циклом и высокой интенсивностью обмена (на единицу массы тела). Вообще говоря, численность особей могут лимитировать такие факторы, как нехватка природных ресурсов (например, пищи или мест, пригодных для размножения), недоступность этих ресурсов при данной способности животного к передвижению и поискам (если, например, подходящие кормовые растения слишком сосредоточены в пространстве) и недостаток времени для размножения (чересчур короткий влажный сезон, короткий день, например в Арктике, и т. п.). Численность популяций растительноядных насекомых в пустыне ограничивается количеством пищи, доступной в течение короткого вегетационного периода; с наступлением засухи кормовые растения исчезают. Численность данного вида насекомых зависит от свойственной ему скорости размножения и от длительности благоприятного сезона.

У более крупных организмов жизненные циклы более продолжительны, их численность и биомасса более четко отражают величину по-

тока энергии. Размеры их популяций определяются не столько физической средой, сколько взаимодействием между отдельными особями или взаимоотношениями их с конкурентами, хищниками и паразитами. Это не значит, что подобные факторы совсем не влияют на мелкие организмы — они просто не играют столь решающей роли, если говорить о природных, а не лабораторных условиях.

Из *внутренних факторов* на величину популяции могут оказывать влияние различные физиологические или поведенческие факторы, а иногда те и другие одновременно. К физиологическим факторам относится, в частности, *стресс*. Если, например, плотность популяции какого-нибудь грызуна чрезмерно возрастает, то животные чаще встречаются между собой. Возникают драки, условия жизни в целом становятся более напряженными («стрессовыми»), и это ведет к увеличению надпочечников; связанное с этим нарушение гормонального баланса отрицательно сказывается на спаривании и размножении; кроме того, при скученности возрастает смертность.

К поведенческим регуляторным механизмам относятся *территориальность* и отношения *доминирования* (иерархия особей в группе). Обе эти особенности поведения способствуют более экономному использованию пищевых ресурсов; пища распределяется в первую очередь между сильнейшими членами популяции, что ведет к ограничению числа особей, участвующих в размножении.

Один из очевидных факторов, регулирующих численность популяций, — это хищники. Отрицательное влияние хищников (а также паразитов) обычно невелико, если оба вида — хищник и его жертва — существуют совместно уже на протяжении длительного времени. Серьезные последствия возникают лишь в том случае, если хищник и жертва (или паразит и хозяин) встречаются друг с другом впервые. Точно так же, если экосистема, в которую они входят, будет выведена из равновесия (например, в результате вмешательства человека), хищники и паразиты могут вызвать резкие изменения численности популяций. Ярким примером служат события на плато Кайбаб в Аризоне, происходившие в период с 1907 по 1925 год. В 1907 году в этой области было около 4000 оленей и большое число пум и волков. К 1923 году большинство этих хищников было истреблено человеком. В 1925 году численность оленей достигла 1 000 000. Данный район не мог прокормить эту огромную популяцию, олени объели почти все, до чего могли добраться, и за две зимы около 40% стада вы-

мерло. Кормовые ресурсы леса еще и сейчас истощены. Очевидно, что хищники поддерживали равновесие между оленями и растительностью и вместе с тем между оленями и своей собственной популяцией.

Известно также много ярких примеров, касающихся паразитизма. Американский каштан был практически полностью уничтожен одним завезенным в Америку грибом. То же самое грозит сейчас американскому вязу, зараженному «голландской болезнью». В тех случаях, когда взаимоотношения паразита с хозяином существуют давно, между ними устанавливается определенное равновесие, так как уничтожение хозяина привело бы к гибели и самого паразита. Например, у коренных жителей Африки выработался относительный иммунитет к малярии, и это обеспечивает выживание как паразита, так и хозяина. Трипаносома, вызывающая сонную болезнь, живет в крови своих основных хозяев — крупных травоядных животных, не причиняя им вреда. Заражение человека лентецами в обычных условиях не приводит к смерти. Однако в любом из этих случаев установившееся тонкое равновесие может быть нарушено в результате каких-то изменений в экосистеме или иных событий, влияющих на состояние организма хозяина.

Мы уже упоминали о циклических колебаниях численности популяций. Некоторые из этих колебаний связаны с регулярными сезонными изменениями среды; другие обусловлены внутренними факторами и взаимодействиями между различными популяциями. Пример такого взаимодействия представлен на рис. 648 (цифры взяты из записей заготовительной пушной конторы, ведущей учет всех шкурок начиная с 1800 года). Как показывает график, популяции рыси достигали максимальной численности примерно каждые 9,6 лет, а в периоды между этими пиками численности хищник становился очень редким. Сходный цикл наблюдался и у зайца, но пики появлялись здесь приблизительно за 1 год до максимумов для рыси. Соответствие между обоими циклами указывает на то, что они, вероятно, обусловлены взаимодействием между хищником и его жертвой.

Еще один классический пример — циклы усиленного размножения леммингов, мышей и полевых, а также песцов и полярных сов, которые питаются этими грызунами. Каждые 3—4 года происходит чрезвычайно резкое увеличение численности леммингов во всей зоне тундры; иногда грызуны мигрируют из перенаселенных районов, массами направляясь к морю, где и тонут. Вместе с леммингами уси-

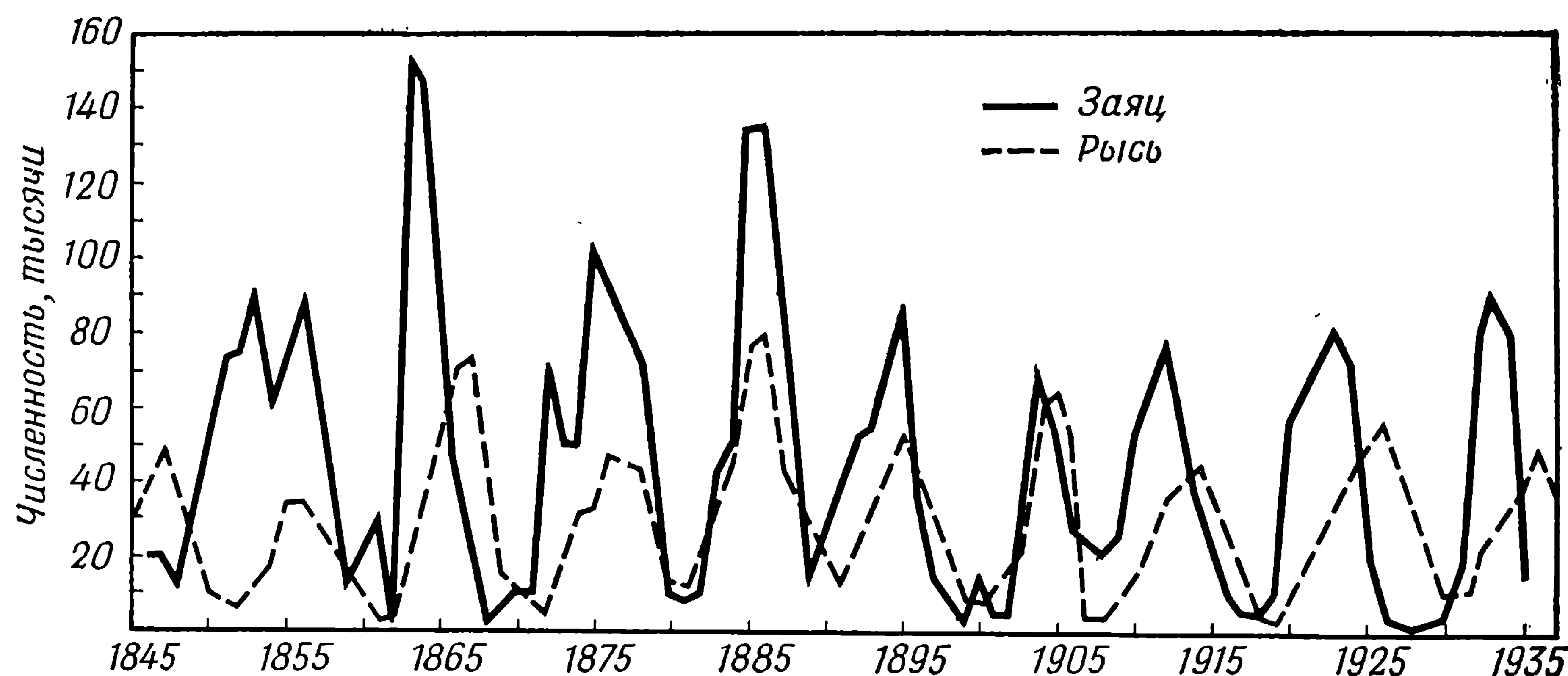
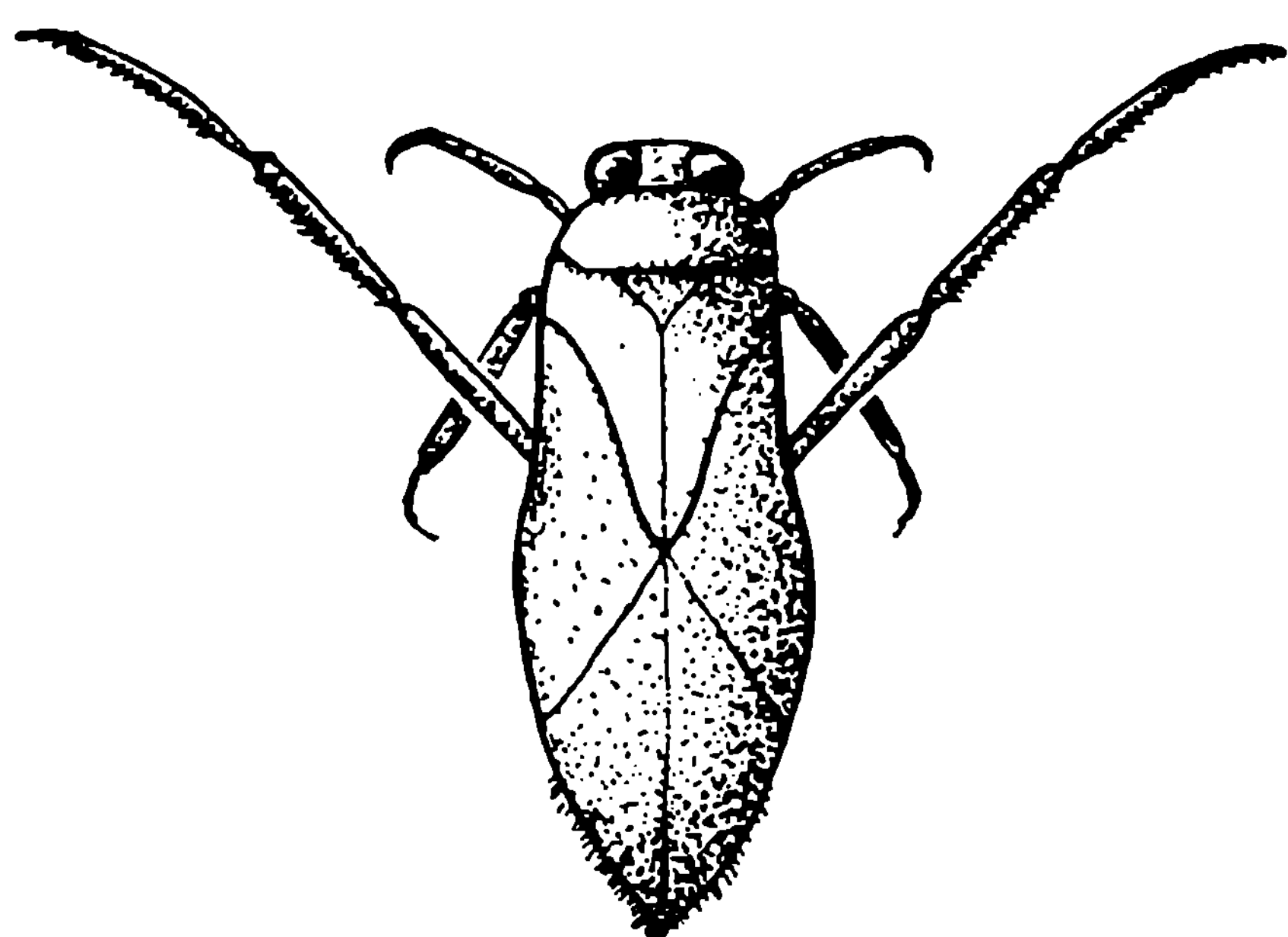
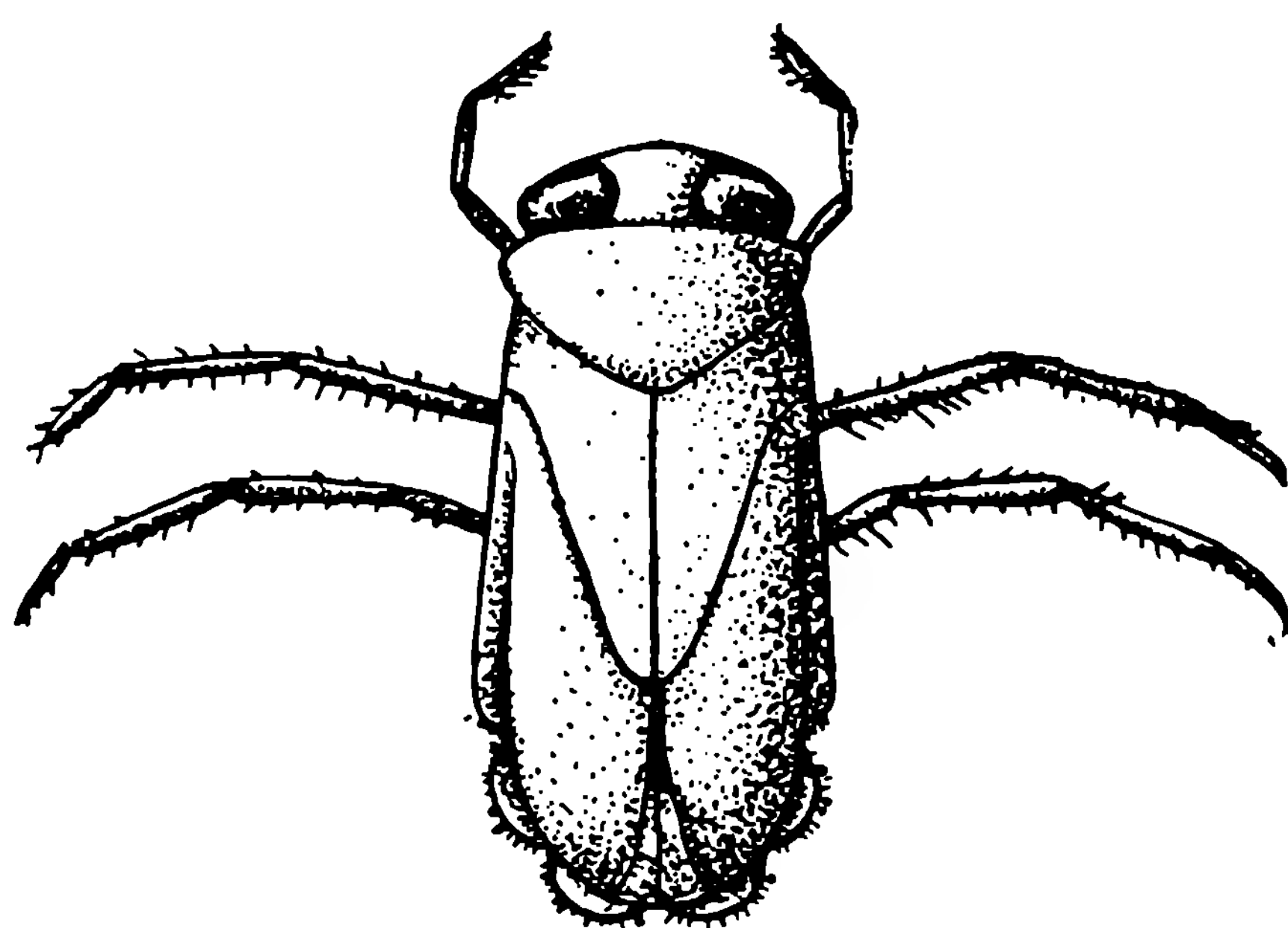


Рис. 648. Классический пример циклических колебаний плотности популяции — изменения численности рыси и зайца-беляка.



А



Б

Рис. 649. *Notonecta* (А) и *Corixa* (Б) — два водяных клопа, занимающие одно и то же местообитание, но совершенно различные экологические ниши в связи с различиями в питании.

ленно размножаются песцы и совы. Внезапно, часто за один сезон, численность леммингов резко падает; тогда песцы погибают от голода, а совы мигрируют к югу. Подобно леммингам, совы мигрируют лишь в одном направлении и уже не возвращаются.

Нужно отметить, что эти примеры относятся к обитателям тундры — одной из сравнительно простых экосистем. В более сложных экосистемах выраженных колебаний описанного типа не наблюдается, а если они и происходят, то не столь заметны. По-видимому, сложность экосистемы обеспечивает стабильные отношения между хищниками и их жертвами. Следует подчеркнуть, что колебания численности природных популяций обусловлены сложным взаимодействием всех рассмотренных выше факторов — естественного темпа размножения того или иного вида, «сопротивления» среды, физиологической и поведенческой реакции на перенаселенность, отношений между хищником и жертвой, паразитом и хозяином.

Энергетические отношения определяют потенциальную биологическую продуктивность данного участка, а от рассмотренных выше фак-

торов, регулирующих плотность популяций, зависит фактическое число особей того или иного вида, которые могут на нем существовать. Однако ни те, ни другие не влияют на число различных видов, которые могут совместно обитать в данной области. Как правило, ни один вид в отдельности не способен использовать широкий круг имеющихся ресурсов так же эффективно, как это может сделать сочетание нескольких видов. Нет такого растительного животного, которое могло бы поедать траву, как корова, водные растения — как бегемот, листья цекропии — как ленивец и колючие кустарники пустыни — как верблюд. Но в то же время не существует особого вида травоядных животных для каждого вида растений. Существует некая «золотая середина» между крайней специализацией и полной универсальностью.

Ясно, что в разных районах мира может жить разное число видов. Как правило, в тропических районах мы находим больше видов растений и животных, чем в каком-либо другом месте; число видов быстро уменьшается по направлению к полюсам. Кроме того, острова

беднее видами, чем материка; чем меньше остров и чем дальше от материка он расположен, тем меньше на нем различных видов. Любое однородное местообитание небольших размеров имеет ограниченную «емкость» в отношении числа видов. Первый вид, попавший в данное местообитание, находит себе подходящую нишу и размножается, пока не заполнит ее до предела. Теперь уже не остается места для новых видов, если, конечно, один из них не сможет вытеснить прежний вид. Короче говоря, виды конкурируют за определенную нишу в данном местообитании.

Экологическую нишу мы охарактеризовали как «профессию» организма. Ярким примером могут служить два водяных клопа — *Notonecta* и *Corixa*. Они очень сходны между собой (рис. 649), но первый из них плавает вниз спинкой. Оба занимают одно местообитание — живут в мелководных, заросших прудах и озерах. Ниши их, однако, различны: *Notonecta* хищник, а *Corixa* питается разлагающейся растительностью.

Любое взаимодействие между популяциями двух или нескольких видов, отрицательно

влияющее на их рост и выживание, называется *межвидовой конкуренцией*. Это может быть конкуренция за пространство, пищу или свет, взаимное уничтожение и т. п. Рост популяции прекращается, когда при данном количестве жизненно важных ресурсов смертность начинает уравнивать размножение. Если те же ресурсы начнет использовать какой-то другой вид, то численность обоих видов уменьшится, так как они будут конкурировать между собой. Вообще два вида не могут занимать совершенно одинаковые ниши и оставаться двумя различными видами; рано или поздно они либо сольются в одну скрещивающуюся популяцию (если это возможно), либо один из них вытеснит другой. Подобная конкуренция была продемонстрирована в классическом лабораторном эксперименте с двумя очень близкими видами парамеций — *Paramecium caudatum* и *P. aurelia*, занимающими одну и ту же нишу. При выращивании в отдельных культурах оба вида дают нормальную S-образную кривую роста, в совместной же культуре вид *P. caudatum* в конце концов оказывается вытесненным (разд. 132).

ОБЗОР РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ЦАРСТВ

О системе классификации животных и растений, т. е. распределении их по типам, классам, отрядам (или порядкам), семействам, родам и видам, мы упоминали в гл. XI. В приводимом здесь кратком обзоре типы и классы расположены по возможности в порядке возрастания сложности организации. Однако, поскольку процесс эволюции носит ветвистый характер, мы не можем расположить все растения и всех животных в один стройный ряд, от простых к сложным. Цифрами в скобках указано число известных видов, принадлежащих к данному типу; по многим группам имеется большое число еще не описанных видов.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЙ

Для организмов, относимых к растениям, обычно характерны твердые клеточные оболочки и наличие хлорофилла.

ПОДЦАРСТВО СЛОЕВЦОВЫЕ

Простейшие растения, не имеющие истинных корней, стеблей и листьев; их тело либо состоит из одной клетки, либо представляет собой скопление клеток с очень слабой дифференцировкой на разные ткани. (107 000).

Тип сине-зеленые водоросли. Вероятно, наиболее примитивные из всех современных растений; не имеют четко выраженного ядра и хлоропластов. (2500.)

Тип эвгленовые. Одноклеточные водоросли с ясно выраженным ядром и хлоропластами, а также с пигментным пятнышком-глазком; не имеют целлюлозной оболочки. (350.)

Тип зеленые водоросли. Водоросли, в клетках которых имеются ясно выраженные ядра и хлоропласты. (6000.)

Тип хризифиты. Желто-зеленые, золотисто-бурые и диатомовые водоросли. (10 000.)

Тип пиррофиты. Криptomonады и панцирные. (1100.)

Тип бурые водоросли. Крупные морские водоросли с многоклеточным, часто очень крупным телом. (1 000.)

Тип красные водоросли. Многоклеточные, обычно морские растения, иногда пропитанные углекислым кальцием. (3000.)

Тип бактерии. (3 000.)

Тип миксомицеты. Тело состоит из массы протоплазмы, содержащей много ядер, но не разделенной строго на отдельные клетки. Перемещаются при помощи амeboидных движений. (450.)

Тип истинные грибы. (80 000.)

Класс фикомицеты. Хлебные плесени, фитофтора, ложная мучнистая роса. (500.)

Класс аскомицеты. Сумчатые грибы — дрожжи, мучнисторосяные и плесени. (35 000.)

Класс базидиомицеты. Пластинниковые грибы, гастеромицеты, ржавчинные и головневые. (25 000.)

Класс несовершенные грибы. Разнородная группа грибов, для которых не известно половое размножение и которые трудно отнести к тому или иному из остальных классов.

ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Тип мохообразные. Растения, не имеющие сосудистых пучков. Это многоклеточные растения, обычно наземные, с четко выраженным чередованием полового и бесполого поколений. Главным поколением является гаметофит (половое поколение), а спорофит развит слабо и целиком зависит от гаметофита. (25 000.)

Класс мхи. Гаметофит имеет вертикальный стебель и спирально расположенные листья. (15000.)

Класс печеночники. Обычно простые уплощенные растения, обитающие в сырых местах. (9000.)

Класс Anthocerotae. (300.)

Тип сосудистые растения.

Подтип псилофиты. Сосудистые растения, лишенные корней и листьев.

Класс Psilophytinea.

Порядок Psilophytales. Только ископаемые.

Порядок Psilotales.

Подтип плаунообразные. Плауны с простой проводящей системой и мелкими зелеными листьями. (900.)

Класс плауновые. Плауны и полушники.

Порядок плауновые. Плауны.

Порядок селлагинеллы. Мелкие плауны.

Порядок лепидодендровые. Гигантские вымершие плауны.

Порядок Pleuromeiales. Только ископаемые.

Порядок полушники.

Подтип клинолистные. Хвощи с простой проводящей системой, расчлененными стеблями и зачаточными чешуевидными листьями.

Класс хвощевые.

Порядок Hueniales. Только ископаемые.

Порядок Sphenophyllales.

Порядок хвощевые. Хвощи.

Подтип папоротникообразные. Сложная проводящая система и крупные, хорошо заметные листья.

Класс папоротники. (9000.)

Порядок Coenopteridales. Только ископаемые.

Порядок уховники.

Порядок Marattiales.

Порядок настоящие папоротники.

Класс голосеменные. Хвойные, саговники и большая часть прочих вечнозеленых деревьев и кустарников. Не имеют настоящих цветков или семяпочек; семена развиваются непосредственно на поверхности чешуй шишек. (640.)

Подкласс цикадофиты.

Порядок семенные папоротники. Наиболее примитивные из всех семенных растений, известные только по ископаемым остаткам из верхнего палеозоя.

Порядок бенеттиты. Только ископаемые.

Порядок саговниковые. Наиболее примитивные из всех ныне живущих семенных растений, обитающие в тропических и субтропических областях.

Подкласс хвойные.

Порядок кордаиты. Вымершие вечнозеленые деревья с крупными листьями. Ископаемые остатки найдены в отложениях от девона до перми.

Порядок гинкго. Единственный ныне живущий представитель данной группы — это гинкго.

Порядок хвойные. Широко распространены вечнозеленые растения и кустарники с игловидными листьями.

Порядок хвойниковые. Лазящие кустарники или мелкие деревья, встречающиеся в тропических и полутропических областях и имеющие много общих черт с покрытосеменными.

Класс покрытосеменные. Цветковые растения, семена которых заключены в завязь. (250 000.)

Подкласс двудольные. К этому подклассу относится большинство цветковых растений. Для них характерны: наличие двух семядолей; кольцообразное расположение сосудистых пучков в стебле; сетчатая иннервация листьев; число частей цветка (чашелистики, лепестки, тычинки и пестики) обычно бывает кратно двум, четырем или пяти. (175 000.)

Подкласс однодольные. К однодольным относятся злаки, лилейные и орхидеи. Для них характерны: параллельная иннервация листьев и число частей цветка, кратное трем или шести; наличие одной семядоли. (75 000.)

ЦАРСТВО ЖИВОТНЫХ

Для организмов, относимых к животным, характерно отсутствие твердых клеточных

оболочек и хлорофилла. Они либо питаются самостоятельно, либо ведут паразитический образ жизни.

Тип простейшие. Микроскопические одноклеточные животные, иногда объединенные в колонии. Некоторые ведут свободный образ жизни, а другие — паразитический. (25 000.)

Класс жгутиковые. Простейшие, передвигающиеся при помощи бичевидных выростов протоплазмы, называемых жгутиками. Прimitивные животные, возможно наиболее близкие к одноклеточным растениям.

Класс саркодовые. Простейшие, передвигающиеся при помощи псевдоподий.

Класс споровики. Простейшие, размножающиеся при помощи спор и неспособные к самостоятельному передвижению.

Класс ресничные инфузории. Простейшие, передвигающиеся при помощи ресничек.

Класс сосущие инфузории. Простейшие, снабженные ресничками только на ранних стадиях развития; взрослые же формы прикреплены к субстрату при помощи стебелька. Некоторые формы ведут паразитический образ жизни.

Тип губки. К этому типу относятся как морские, так и пресноводные губки — наиболее низко организованные из всех многоклеточных животных и во многих отношениях напоминающие колонию простейших. Их тело пронизано бесчисленными порами, через которые циркулирует вода, служащая для губок источником пищи. (3 000.)

Класс известковые губки (с известковыми спикулами).

Класс кремневые губки (с кремневыми спикулами).

Класс Demospongiae (с белковыми спикулами).

Тип кишечнополостные. Животные, обладающие радиальной симметрией и центральной гастроваскулярной полостью. Стенка тела состоит из двух слоев клеток; во внешнем слое лежат стрекательные капсулы — нематоцисты. (10 000.)

Класс гидроидные. Животные, напоминающие гидру, одиночные или колониальные. Обычно наблюдается чередование бесполого (гидроподобного) и полового (медузообразного) поколений.

Класс сцифоидные. Настоящие медузы.

Класс коралловые. Кораллы и актинии, у которых не бывает чередования поколений. Пищеварительная полость этих животных разделена перегородками, что увеличивает ее эффективную поверхность.

Тип гребневики. У этих животных отсутствуют стрекательные капсулы, характерные

для кишечнополостных, и они передвигаются при помощи 8 гребневидных рядов ресничек. (100.)

Тип плоские черви. Для этого типа характерно уплощенное тело вытянутой или овальной формы, двусторонняя симметрия и три слоя клеток. Органами выделения служит аппарат, снабженный «ресничным пламенем» (протонефридии). Имеется настоящая центральная нервная система. (6000.)

Класс ресничные черви. Непаразитические плоские черви, эктодерма которых покрыта ресничками.

Класс сосальщики. Паразитические плоские черви, не имеющие ресничек на эктодерме, но вооруженные одной (или более) присосками. Многие сосальщики являются внутренними паразитами и имеют сложный жизненный цикл.

Класс ленточные черви. Солитеры — паразитические плоские черви, лишенные пищеварительного тракта; их тело состоит из головки и цепочки сегментов, отпочковывающихся от головки.

Тип немертины. Свободноживущие, обычно морские, животные с вполне развитым пищеварительным трактом и втягивающимся хоботком, вооруженным стилетом. Наиболее низко организованные животные, имеющие кровеносную систему. (550.)

Тип круглые черви. Очень большая группа, для представителей которой характерно вытянутое цилиндрическое тело с двусторонней симметрией; паразитируют на растениях и животных или свободно живут в почве или воде. (8000.)

Тип скребни. Паразитические черви, лишенные пищеварительного тракта; голова их вооружена многочисленными загнутыми крючьями. (100.)

Тип щетинкочелюстные. Свободноплавающие морские черви, имеющие вторичную полость тела (целом); целом у них развивается из выпячиваний пищеварительного тракта, как у иглокожих и низших хордовых. (30.)

Тип червеобразные. Волосатики — чрезвычайно тонкие бурые или черные черви, достигающие 15 см в длину и имеющие вид конского волоса. Взрослые особи — свободноживущие, однако личинки паразитируют в насекомых. (200.)

Тип коловратки. Мелкие червеобразные животные, имеющие развитую пищеварительную систему, «ресничное пламя» и несущие на голове кольцо ресничек; при движении эти реснички создают впечатление вращающегося колеса. (1200.)

Тип брюхоресничные. Микроскопические червеобразные животные, напоминающие коловраток, но лишенные кольца ресничек на голове. (100).

Тип Entoprocta. Одна из групп мшанок — микроскопические сидячие (на стебельке) организмы, главным образом морские. Рот и анальное отверстие окружены лофофором — U-образным рядом щупалец, покрытых ресничками. (60.)

Тип Ectoprocta. Сидячие колониальные мшанки с лофофором, окружающим рот; анальное отверстие находится вне лофофора. Имеется истинный целом. (5000.)

Тип плеченогие. Морские животные с двумя твердыми раковинами (брюшной и спинной), внешне сходные с двустворчатыми моллюсками. Добывают пищу при помощи лофофора. (200 современных и 3000 вымерших видов.)

Тип фороиды. Червеобразные морские формы, выделяющие кожистый мешок, в котором они и обитают. Имеются U-образный пищеварительный тракт и лофофор. (10.)

Тип кольчатые черви. Сегментированные черви. Имеют хорошо различимую голову, пищеварительный тракт, целом и (некоторые виды) нерасчлененные придатки. Пищеварительный тракт разбит на специализированные отделы. (10 000.)

Класс многощетинковые. Большей частью морские формы. Каждый сегмент тела снабжен парой ластообразных придатков (параподий), служащих для плавания. Некоторые зарываются в песок или тину; другие живут в известковых трубочках, которые сами же и секретируют; третьи свободно плавают в море.

Класс малощетинковые. Пресноводные или наземные черви, не имеющие параподий, но несущие на каждом сегменте по несколько щетинок.

Класс примитивные кольцецы. Примитивные кольчатые черви, не имеющие щетинок и наружной сегментации.

Класс пиявки. Уплощенные кольчатые черви, не имеющие ни щетинок, ни параподий, но снабженные присосками на переднем и на заднем концах тела.

Тип Onychophora (первичнотрахейные). Редко встречающиеся тропические животные, по своему строению занимающие промежуточное положение между кольчатыми червями и насекомыми. Они имеют выделительную систему, характерную для кольчатых червей, и дыхательную систему, сходную с таковой насекомых. Известно лишь несколько видов.

Тип членистоногие. Сегментированные животные с расчлененными придатками и твер-

дым хитиновым покровом; тело разделено на голову, грудь и брюшко. Имеется гемоцель. (800 000.)

Подтип трилобиты. Примитивные морские членистоногие, появившиеся в кембрийском и вымершие в пермском периоде. Их сегментированное тело было разделено двумя продольными бороздами на три доли. Все сегменты, за исключением последнего, были снабжены раздвоенными придатками.

Подтип хелицеровые. Третий сегмент снабжен хелицерами, антенны отсутствуют.

Класс Xiphosura. Мечехвосты. Имеют жабры в виде «книжки» на опистосоме.

Класс Eurypterida. Опистосома разделена на мезосому и метасому. Жаброподобные придатки на мезосоме.

Класс Rucnogonida. Морские пауки. Очень небольшое тело (по сравнению с конечностями).

Класс паукообразные. Пауки, скорпионы и клещи. Взрослые особи не имеют антенн; первая пара придатков оканчивается клещами, вторая служит челюстями, а остальные четыре используются для ходьбы.

Подтип ракообразные. Раки, креветки, морские уточки, дафнии и мокрицы. Обычно обитают в воде, имеют две пары антенн и дышат жабрами.

Подтип многоножки. Антенны на втором сегменте, мандибулы на четвертом, второй не имеет придатков. Вторые максиллы образуют верхнюю губу.

Класс губоногие. Каждый сегмент, за исключением головы и хвоста, несет по паре ног.

Класс двупарноногие. Каждый наружный сегмент (представляющий собой на самом деле два слившихся сегмента) несет по две пары ног.

Класс насекомые. Самая крупная группа животных, большей частью наземных. У них имеется ясно выраженная голова с четырьмя парами придатков; к груди прикрепляются три пары ног и обычно две пары крыльев; на брюшке придатков нет; дышат трахеями. Насекомых делят примерно на 24 отряда, из которых мы упомянем лишь наиболее обычные.

Отряд прямокрылые. Кузнечики, сверчки и богомолы.

Отряд равнокрылые. Термиты.

Отряд стрекозы.

Отряд вши.

Отряд полужесткокрылые. Гладыши, постельные клопы, плавт, водяной скорпион.

Отряд цикадообразные. Цикады, тли и червецы.

Отряд жесткокрылые. Жуки.

Отряд чешуекрылые. Бабочки.

Отряд двукрылые. Мухи, комары и москиты.

Отряд перепончатокрылые. Муравьи, осы, пчелы и орехотворки.

Тип моллюски. Несегментированные мягкотелые животные, тело которых обычно покрыто раковиной и несет на брюшной стороне ногу, состоящую из мышечной ткани. Дышат при помощи жабр, защищенных складкой, образуемой стенкой тела, — мантией. (80 000.)

Класс боконервные. Хитоны. Морские формы, раковина которых состоит из 8 пластинок.

Класс лопатоногие. «Морской зуб». Морские формы, обитающие в иле или песке; раковина трубчатая, открытая с обоих концов.

Класс брюхоногие. Улитки, слизни, волнистые рожки. Асимметричные животные со слитной, спирально закрученной раковиной или же вовсе без раковины.

Класс двусторчатые. Мидии, беззубки, устрицы. У всех этих форм голова отсутствует; имеется лопатообразная нога, приспособленная для рытья. Раковина состоит из двух пластин или створок (отсюда название класса), расположенных по обе стороны тела.

Класс головоногие. Кальмары, каракатицы, осьминоги. Морские животные с хорошо развитой «головоногой», снабженной 8—10 щупальцами, высокоразвитыми глазами и нервной системой.

Тип иглокожие. Морские животные, обладающие радиальной симметрией во взрослом состоянии и двусторонней — в личиночном. В их коже имеются известковые пластинки, несущие иглы. Иглокожие обладают единственной в своем роде воднососудистой системой, служащей для передвижения. Дышат кожными жабрами или же особыми мешками — карманообразными выростами пищеварительного канала. (6000.)

Класс морские звезды. Тело образовано из центрального диска и широких лучей (обычно их пять), нерезко отделенных от диска.

Класс офиуры, или змеехвостки. Тело состоит из центрального диска и резко отграниченных от него тонких лучей.

Класс морские ежи. Животные шаровидной или уплощенно-овальной формы, густо покрытые длинными иглами.

Класс голотурии. Морские огурцы. Иглокожие с мягким продолговатым яйцевидным телом, обычно снабженные кольцом щупалец, расположенных вокруг рта.

Класс морские лилии. Тело чашеобразной формы, прикрепленное к субстрату при помощи стебелька. Большинство форм ископаемые;

до наших дней сохранилось лишь несколько видов.

Тип полухордовые. Баланоглоссы. Морские животные с длинным червеобразным телом, которое спереди снабжено мускулистым хоботком. Личиночная форма напоминает личинок иглокожих. (100.)

Тип хордовые. Двусторонне-симметричные животные, имеющие нотохорд, жаберные щели, расположенные в области глотки, и дорзальную полую нервную трубку. (70 000.)

Подтип оболочники. Взрослые формы имеют мешковидное тело, заключенное в целлюлозную оболочку; они ведут сидячий образ жизни и питаются, фильтруя воду; часто образуют колонии. Личинки же представляют собой свободноплавающие формы, у которых в хвостовой области имеется нотохорд.

Подтип бесчерепные, или головохордовые. Ланцетники. Морские животные с сегментированным удлинённым телом, напоминающие рыбу. Живут в песке. Захватывают пищу при помощи ресничек, расположенных на переднем конце тела. Нотохорд тянется от конца головы до кончика хвоста.

Подтип позвоночные. Животные с хорошо выраженной головой, позвоночным столбом, хорошо развитым головным мозгом и обычно двумя парами конечностей. Имеют расположенное на брюшной стороне тела сердце и пару хорошо развитых глаз.

Класс круглоротые. Миноги, миксины и ископаемые щитковые. Позвоночные, не имеющие ни челюстей, ни парных плавников.

Класс панцирные рыбы. Рыбы, передняя часть тела которых была одета в панцирь. Самые древние рыбы, имевшие челюсти; известны только как ископаемые.

Класс хрящевые рыбы. Акулы, скаты и химеры. Рыбы с хрящевым скелетом и погруженными в кожу плакоидными чешуями, образованными из дентина и эмали.

Класс костные рыбы. Рыбы с костным скелетом. Обычно имеют плавательный пузырь (который может быть видоизменен в легкие); тело покрыто костными чешуями. Осетровые, панцирная щука, лососевые, двоякодышащие и др.

Класс земноводные. Лягушки, жабы, саламандры, тритоны и вымершие формы — лабиринтодонты. В личиночном состоянии эти животные дышат жабрами; взрослые формы дышат легкими. Обычно имеют по две пары пятипалых конечностей. Кожа обычно лишена чешуй.

Класс пресмыкающиеся. Ящерицы, змеи, черепахи, крокодилы, ископаемые динозавры и другие формы. Тело покрыто чешуей, являю-

щейся производным эпидермиса. Дышат легкими и имеют трехкамерное сердце.

Класс птицы. Теплокровные животные, обычно имеющие крылья и кожу, покрытую перьями. Современные птицы лишены зубов, но у примитивных птиц были зубы, напоминающие зубы рептилий. Передние конечности преобразованы в крылья.

Класс млекопитающие. Теплокровные животные, тело которых покрыто волосами. У самок имеются молочные железы, выделяющие молоко, которое служит для кормления детенышей.

Подкласс однопроходные. Примитивные формы, откладывающие яйца. Большая часть представителей вымерла; сохранились лишь две формы: утконос и ехидна.

Подкласс сумчатые. Детеныш рождается живым, но сильно недоразвитым. Развитие завершается в особой сумке, расположенной на брюхе матери. К этому подклассу относятся опоссум и ряд форм, эндемичных для Австралии: кенгуру, коала, вомбат и др.

Подкласс плацентарные. Детеныш развивается в утробе матери, получая питание через плаценту.

Отряд насекомоядные. Самые примитивные формы; к ним относятся кроты и землеройки.

Отряд рукокрылые. Летучие мыши.

Отряд хищные. Собаки, кошки, медведи, морские львы и тюлени.

Отряд грызуны. Крысы, белки, бобры и морские свинки.

Отряд зайцеобразные. Кролики и зайцы.

Отряд приматы. Обезьяны и человек.

Отряд парнокопытные. Быки, олени, верблюды, бегемоты.

Отряд непарнокопытные. Лошадь, зебра и носорог.

Отряд неполнозубые. Броненосцы, ленивцы и муравьеды.

Отряд хоботные. Слоны.

Отряд китообразные. Киты и дельфины.

Отряд сирены. Морские коровы — крупные растительноядные морские млекопитающие.

Дополнительная литература

- «Агрохимия», под ред. В. М. Клецовского и А. В. Петербургского, изд-во «Колос», М., 1964.
- Адамс М., Бактериофаг, ИЛ, М., 1964.
- Анфинсен К., Молекулярные основы эволюции, ИЛ, М., 1962.
- Бахтеев Ф. Х., Очерки по истории и географии важнейших культурных растений. Пособие для учителя, Учпедгиз, М., 1960.
- Бейли Н., Статистические методы в биологии, ИЛ, М., 1964.
- Белозерский А. Н., Нуклеиновые кислоты, изд-во «Знание», М., 1961.
- «Биологические часы», изд-во «Мир», М., 1964.
- «Биосинтез белка и нуклеиновых кислот» (из серии «Основы молекулярной биологии»), под ред. А. С. Спирина, изд-во «Наука», М., 1965.
- «Биосфера», сб. статей, изд-во «Мир», М., 1972.
- Боген Г., Современная биология, изд-во «Мир», М., 1970.
- Боннер Дж., Молекулярная биология развития, изд-во «Мир», М., 1967.
- Бреслер С. Е., Введение в молекулярную биологию, Изд-во АН СССР, М. — Л., 1963.
- Бюннинг Э., Ритмы физиологических процессов («Физиологические часы»), ИЛ, М., 1961.
- Вавилов Н. И., Линнеевский вид как система, М., 1935.
- Вент Ф., В мире растений, изд-во «Мир», М., 1972.
- Волькенштейн М. В., Молекулы и жизнь, изд-во «Наука», М., 1965.
- Вулдридж Д., Механизмы мозга, изд-во «Мир», М., 1965.
- Генкель П. А., Физиология растений с основами микробиологии, изд-во «Просвещение», М., 1965.
- Генкель П. А., Кудряшов Л. В., Ботаника. Пособие для учителей, изд-во «Просвещение», М., 1964.
- «Горизонты биохимии», изд-во «Мир», М., 1964.
- Грегори Р., Разумный глаз, изд-во «Мир», М., 1972.
- Гродзенский Д. Э., Радиобиология, Госатомиздат, 1963.
- Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., Краткий справочник по физиологии растений, изд-во «Наукова думка», Киев, 1964.
- Гродинз Ф., Теория регулирования и биологические системы, изд-во «Мир», М., 1966.
- Даддингтон К., Эволюционная ботаника, изд-во «Мир», М., 1972.
- Девис Д., Джиованелли Дж., Рис Т., Биохимия растений, изд-во «Мир», М., 1966.
- Дельгадо Х., Мозг и сознание, изд-во «Мир», М., 1971.
- Джермен М., Количественная биология в задачах и примерах, изд-во «Мир», М., 1972.
- Джинкс Дж., Нехромосомная наследственность, изд-во «Мир», М., 1966.
- Дубинин Н. П., Горизонты генетики. Пособие для учителей, изд-во «Просвещение», М., 1970.
- Дубинин Н. П., Общая генетика, изд-во «Наука», М., 1970.
- Дэвидсон Дж., Биохимия нуклеиновых кислот, изд-во «Мир», М., 1968.
- Дювиньо П., Танг М., Биосфера и место в ней человека, изд-во «Прогресс», М., 1968.
- Егоров Н. С., Основы учения об антибиотиках, изд-во «Высшая школа», М., 1964.
- «Живая клетка», ИЛ, М., 1962.
- Жуковский П. М., Ботаника (учебное пособие для сельскохозяйственных вузов и университетов), изд-во «Высшая школа», М., 1964.
- Жуковский П. М., Культурные растения и их сородичи, изд-во «Колос», М., 1971.
- Збарский Б. И. и др., Биологическая химия, «Медицина», Л., 1965.
- Имс А., Морфология цветковых растений, изд-во «Мир», М., 1964.
- Ичас М., Биологический код, изд-во «Мир», М., 1971.
- Кеньон Д., Стейнман Г., Биохимическое предопределение, изд-во «Мир», М., 1972.
- Киселев Л. Л. и др., Молекулярные основы биосинтеза белков, изд-во «Наука», М., 1971.
- КлеGG П., КлеGG А., Гормоны, клетки, организм, изд-во «Мир», М., 1971.
- Кребс Г., Корнберг Г., Превращения энергии в живой материи, ИЛ, М., 1959.
- Кретович В. Л., Основы биохимии растений, изд-во «Высшая школа», М., 1964.
- Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. и др., Ботаника (учебник для педагогических институтов и университетов), Учпедгиз, М., том I, 1958; том II, 1961.
- «Курс зоологии (для университетов и педагогических вузов)», в двух томах, под ред. Б. С. Матвеева, изд-во «Высшая школа», М., 1961.
- Лёви А., Сикевич Ф., Структура и функции клетки, изд-во «Мир», М., 1971.
- Леопольд А., Рост и развитие растений, изд-во «Мир», М., 1968.

- Лобашев М. Е., Генетика с основами селекции, изд-во «Просвещение», М., 1970.
- Лурия С., Дарнелл Дж., Общая вирусология, изд-во «Мир», М., 1970.
- Лысоголов Н., Тонгур В., Полимеры — клетка — жизнь, изд-во «Молодая гвардия», 1961.
- Майр Э., Систематика и происхождение видов, ИЛ, М., 1947.
- Майр Э., Зоологический вид и эволюция, изд-во «Мир», М., 1968.
- Маккьюсик В., Генетика человека, изд-во «Мир», М., 1967.
- Максимов Н. А., Краткий курс физиологии растений, Сельхозгиз, М., 1958.
- Макфедьен А., Экология животных, изд-во «Мир», М., 1965.
- Малер Г., Кордес Ю., Основы биологической химии, изд-во «Мир», М., 1970.
- Мартин Р., Введение в биофизическую химию, изд-во «Мир», М., 1966.
- Меттлер Л., Грегг Т., Генетика популяций и эволюция, изд-во «Мир», М., 1972.
- «Механизмы биологической конкуренции», изд-во «Мир», М., 1964.
- «Микромир жизни», под ред. Д. М. Гольдфарба, изд-во «Знание», М., 1965.
- «Моделирование в биологии», ИЛ, М., 1963.
- «Молекулы и клетки», изд-во «Мир», М., 1966.
- «Молекулы и клетки», выпуск второй, изд-во «Мир», М., 1967.
- «Молекулы и клетки», выпуск третий, изд-во «Мир», М., 1968.
- «Молекулы и клетки», выпуск четвертый, изд-во «Мир», М., 1969.
- «Молекулы и клетки», выпуск пятый, изд-во «Мир», М., 1970.
- «Молекулярная биология», сб. к 70-летию акад. В. А. Энгельгардта, изд-во «Наука», М., 1965.
- «Молекулярная генетика (генетический код)», ИЛ, М., 1963.
- Мосс Д., Ферменты, изд-во «Мир», М., 1970.
- Мюнтцинг А., Генетика, изд-во «Мир», М., 1967.
- «Наука и жизнь», № 4 (специальный номер о живой природе), 1962.
- Николаев Л. А., Химия клетки, изд-во «Наука», М., 1964.
- Ньют Д., Рост и развитие животных, изд-во «Мир», М., 1973.
- «Общая биология», под ред. Ю. И. Полянского, изд-во «Просвещение», М., 1966.
- «Общая биология», под ред. Д. К. Беляева и Ю. Я. Керкиса, изд-во «Просвещение», М., 1966.
- Овчинников Н. Н., Шиханова Н. М., Фотосинтез. Пособие для учителей, изд-во «Просвещение», М., 1972.
- Оганесян М., Природа и значение мутаций, «Биология в школе», № 4, 1965.
- Одум Е., Экология, изд-во «Просвещение», М., 1968.
- Окс С., Основы нейрофизиологии, изд-во «Мир», М., 1969.
- Павлов В. А., Раздражимость и формы ее проявления, изд-во «Советская наука», М., 1954.
- Пасынский А. Г., Биофизическая химия, изд-во «Высшая школа», М., 1968.
- Плешков Б. П., Биохимия сельскохозяйственных растений, изд-во «Колос», М., 1965.
- Пожидаев Е. А., Развитие зародыша, изд-во «Медицина», М., 1965.
- Полетаев И. А., Сигнал (о некоторых понятиях кибернетики), изд-во «Сов. радио», М., 1958.
- Прянишников Д. Н., Популярная агрохимия, изд-во «Наука», М., 1965.
- Ригель Дж., Энергия, жизнь и организм, изд-во «Мир», М., 1967.
- Рубин Б. А., Курс физиологии растений, изд-во «Высшая школа», М., 1963.
- Сабинин Д. А., Физиология развития растений, Изд-во АН СССР, М., 1963.
- Сахаров В. В., Грегор Мендель — основоположник науки о наследственности, «Биология в школе», № 4, 1965.
- Северцов А. Н., Морфологические закономерности, М. — Л., 1939.
- Скулачев В. П., Трансформация энергии в биомембранах, изд-во «Наука», М., 1972.
- Синнот Э., Морфогенез растений, ИЛ, М., 1963.
- Смит М., Математические идеи в биологии, изд-во «Мир», М., 1970.
- «Современные проблемы биофизики», т. I и II, ИЛ, М., 1961.
- Спирин А. С., Некоторые проблемы структуры нуклеиновых кислот, Изд-во АН СССР, 1963.
- Спирин А. С., Гаврилова Л. П., Рибосома, изд-во «Наука», М., 1971.
- Сталь Ф., Механизмы наследственности, изд-во «Мир», М., 1966.
- Стент Г., Молекулярная биология вирусов бактерий, изд-во «Мир», М., 1965.
- Стрелер Б., Время, клетки и старение, изд-во «Мир», М., 1964.
- «Структура и функции клетки», изд-во «Мир», М., 1964.
- Стэси Р., Электроника для биологов и медиков, Госэнергоиздат, М. — Л., 1962.
- Тимирязев К. А., Чарлз Дарвин и его учение, Избр. соч., т. 4, Сельхозгиз, М., 1949.
- Тринкауз Дж., От клеток к органам, изд-во «Мир», М., 1972.
- Уоддингтон Х., Морфогенез и генетика, изд-во «Мир», М., 1964.
- Уотсон Дж., Молекулярная биология гена, изд-во «Мир», М., 1967.
- Фарб П., Популярная экология, изд-во «Мир», М., 1971.
- Фердман Д. Л., Биохимия, изд-во «Высшая школа», М., 1962.
- «Ферменты» (из серии «Основы молекулярной биологии»), под ред. акад. А. Е. Браунштейна, изд-во «Наука», М., 1964.
- «Физика и химия жизни», ИЛ, М., 1959.
- Фишель В., Думают ли животные? Изд-во «Мир», М., 1973.
- Френкель-Конрат Х., Химия и биология вирусов, изд-во «Мир», М., 1972.
- Хагис Дж., Милли Д., Мюр А., Робертс К., Уокер П., Введение в молекулярную биологию, изд-во «Мир», М., 1967.
- Хаксли Дж., Удивительный мир эволюции, изд-во «Мир», М., 1971.
- Хартман Ф., Саскайн З., Действие гена, изд-во «Мир», М., 1966.
- Хилл А., Механика мышечного сокращения, изд-во «Мир», М., 1972.
- Хохлов А. С., Овчинников Ю. А., Химические регуляторы биологических процессов, изд-во «Знание», М., 1969.
- Хржановский В. Г., Основы ботаники (с практикумом), изд-во «Высшая школа», М., 1969.
- «Химия жизни (беседы по актуальным проблемам науки)», серия «Биология и медицина», изд-во «Знание», М., 1965.
- «Химические основы наследственности», ИЛ, М., 1960.

- Ходжкин А.*, Нервный импульс, изд-во «Мир», М., 1965.
- Холум Дж.*, Молекулярные основы жизни, изд-во «Мир», М., 1965.
- Хейс У.*, Генетика бактерий и бактериофагов, изд-во «Мир», М., 1965.
- Шантрен Ю.*, Биосинтез белков, ИЛ, М., 1963.
- Шлегель Г.*, Общая микробиология, изд-во «Мир», М., 1972.
- Шмальгаузен И. И.*, Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии, М. — Л., 1946.
- Шмальгаузен И. И.*, Факторы эволюции, М. — Л., 1946.
- Шмальгаузен И. И.*, Проблемы дарвинизма, М., 1945.
- Шовен Р.*, От пчелы до гориллы, изд-во «Мир», М., 1965.
- Шовен Р.*, Поведение животных, изд-во «Мир», М., 1972.
- Элтон Ч.*, Экология нашествий животных и растений, ИЛ, М., 1960.
- Эмме А. М.*, Часы живой природы, изд-во «Советская Россия», М., 1962.
- Эфроимсон В. П.*, Введение в медицинскую генетику, Медгиз, М., 1964.

Предметный указатель

- Абалоне 355
Абиссаль 760
Аборт 678
Авидин 423
Авикулярии 336
Авитаминоз 423
Австралийская болезнь 745
Автокаталитические молекулы 260
Автотрофы 245, 407
— фотосинтезирующие 245
— хемосинтезирующие 245
— эволюция 260
Агар 268, 281
Агглютиноген 202
Агрегация клеток в культуре 404
Адаптация 34, 730
Адаптивная радиация 228
Адаптивные изменения 228
Адениловая кислота 131
Аденилциклаза 129, 560
Аденин 23, 76, 131, 135, 143
Аденозиндифосфат, см. АДФ
S-аденозинметионин 129
Аденозинтрифосфат, см. АТФ
Аденозинтрифосфатаза 384, 392
Адипозная ткань 419
Адреналин 419, 474, 508, 524
Адренокортикотропный гормон (АКТГ) 526
— — секреция 537
Адреностерон 529
АДФ 127
Азагуанин 166
Азот, атом 64
— фиксация 250
Азотистые продукты обмена, удаление из организма 479
Акклиматизация 611
Акросома 189
Аксон 57, 495
Аксонный холмик 565
Активные репрессоры 171
Активный перенос веществ 384, 389, 394, 488
— — — через стенку кишечника 393
Актин 602, 604
Актинин 329
Актиномицин D 550, 684
Актомиозин 42
Актуализм 219
Акулы 366
— панцирные 365
Акцепторы водорода 436
— электронов 102, 106
Аланин 116
Алейрон 550
Алкаптонурия 169
Алкогольдегидрогеназа 587
Аллантоин 238
Аллантоис 675
Аллели 192
— множественные 202
Аллеломорфные признаки 192
Аллерген 469
Аллергия 469
Аллигатороподобные рептилии 373
Альбинизм 167, 169, 214
Альбумин 459, 463
Альвеолы, общая поверхность 435
Альгин 280
Альдолаза 111
Альдостерон 491
Альфа-волны 514
Амбулакральная система 316, 356
Амбулакральные ножки 356
Амеба 40
— водный баланс 317
Амебная дизентерия 319
Амебоциты 324
Аменсализм 252, 254
Амилаза 71, 84, 410, 550
Амилоза 71
Амилопектин 71
Аминокислоты 74, 446
— активация 128, 160
— активный перенос 394, 410
— глюкогенные 421
— кетогенные 421
— незаменимые 76, 407, 417
— окисление 116
— последовательность в нуклеотидных цепях 152—154
— производные 524
Аминопептидаза 410
Аммиак 238, 479
Амнезия 648
Амнион 675
Амниотическая полость 675
Ампулы 356, 577
Амфибии 368
— дыхательные органы 369
— размножение 369
— регенерация 369
Анаболизм 32
Анализирующее (возвратное) скрещивание 194
Аналогичные органы 314
Анальное отверстие 409
Анатомия 9
Анафаза 182, 185
Анафилаксия 469
Анаэробы облигатные 268
— факультативные 268
Ангидридные связи 125
Андрогены 532, 634
Андростендион 537
Анион 68
Анкилозавр 373
Анконская овца 225
Антагонистические взаимоотношения 254
Антенны 345
Антеридии 272, 274, 294, 301, 551
Антибиотики 133, 254
Антигемофилийный глобулин 208, 464
Антиген 238, 465
Антиген — антитело, реакция 238
Антидиуретический гормон 489, 491, 525, 630
Антикодон 25, 136, 158
Антитела 238, 463, 465
Антициклоны 722
Антоцианы 101
Анэструс 635
Аорта 472
Анодема 598
Апофермент 84
Арахидоновая кислота 525
Ареал 241
Ароматические соединения 133
Артериальный конус 450, 697
— (боталлов) проток 703
Артерии 450, 454
— стенки 454, 474
Артерио-венозные анастомозы 475
Артериолы 456, 472, 474
Архегоний 294, 301
Архентерон, см. Полость первичной кишки
Археоптерикс 226, 375
АрхиаANNELИды 342
Архозавры 373
Аскомицеты 284
Аскорбиновая кислота 422, 423
Аскоспоры 284
Аспарагиновая кислота 116
Ассоциативные зоны 513
Астаксантин 277
Астигматизм 589
Астма 469
Асфальтовая яма Ле-Бре 235
Атеросклероз 705
Атмосфера 725
— циркуляция 722
Атомная орбиталь 63
Атомы 61
Атриовентрикулярный узел 453
Атриопор 362
Атриум 362
АТФ 19, 77, 102, 121, 134, 602
— макроэргические связи 127
— синтез в клетке 121

- Ауксины 524
 — индолсодержащие 547
 — молекулярный механизм действия 550
 — практическое применение 550
 Аутбридинг 210
 Аутоиммунные реакции 705
 Аутосома 207
 Афазия 513
 Ацетальдегид 104
 Ацетилкофермент А 106, 110
 Ацетилхолин 399, 508, 594, 602
 Ацетилхолинэстераза 508
 Ацетоновые тела 420
 Ацинарные клетки поджелудочной железы 594

 Бабочки, половые аттрактанты 562, 649
 Базальное тельце 42, 317
 Базидии 284
 Базидиомицеты 284
 Базидиоспоры 284
 Базилярная мембрана 574
 Базофилы 56, 460
 Бактерии 245, 266, 788
 — ассимиляция CO_2 91
 — вирусы 139
 — генетическая рекомбинация 267
 — деление 266
 — окраска по Граму 269
 — паразитические 247
 — патогенные 266
 — размножение 266
 — спиральные 266
 — строение клетки 266
 — трансформация 137
 — фиксация азота 250, 251
 — форма 266
 — хемосинтезирующие 91
 — хозяйственное значение 269
 — чистые культуры 268
 Бактериофаги 139, 178, 261, 264
 Бамбук 440
 Барабанная перепонка 573
 Барабанный канал 574
 Барбарис 289
 Барорецепторы 494
 Бартолиниевы железы 671
 Белки 73, 75, 407
 — агрегация 403
 — замещение 125
 — плазмы 459, 463
 — полноценные 417
 — последовательность аминокислот 74
 — синтез 135
 — — генетический контроль 169
 — — на рибосомах 163
 — — ядерный контроль 42
 — специфическое динамическое действие 418
 — структура вторичная 75
 — — первичная 75
 — — третичная 75
 — уровни организации 74
 Белковый обмен 420
 Белое вещество 499, 509
 Беременность, диагностика 533
 — ложная 562, 673
 — продолжительность 677, 697

 Бери-бери 423
 Бесклеточная система 9
 Бесплодие женщин 672
 — мужчин 671
 Беспозвоночные 314
 — гомеостаз 481
 — мышцы 607
 Бессемянные плоды 311
 «Бессмысленные» триплеты 156
 Билирубин 459
 Биномиальная система 230
 Биогенез 18
 Биогенетический закон 13, 238
 Биогеография 241
 Биологические журналы 11
 — знания, практическое применение 15
 — мембраны 383
 — науки 10
 Биологическое окисление 102
 Биология, основные обобщения 17
 Биолюминесценция 89, 134
 Биолюминесцирующие формы 133
 Биомасса 255, 774, 781
 Биомы 732, 773
 Биоптерин 423
 Биосинтез, принципы 124
 Биосфера 725
 Биотин 246, 423
 Биотические сообщества 256
 — — динамическое состояние 257
 Биотический потенциал 783
 Биоэнергетика 79
 Бипиннария 364
 Бицепс 598
 Бластема 718
 Бластодерма 680, 683
 Бластомеры 680
 Бластопор 240, 681
 Бластоцель 680, 683
 Бластоцист 689
 — имплантация 673
 Бластула 680, 683
 Близнецы, возникновение 702
 — однояйцовые (идентичные) 702
 — разнаяйцовые 702
 — спамские 702
 Близорукость 589
 Блуждающий нерв 411, 508, 520
 Блюдечко 355
 Богомол 616
 Боконервные 354
 Бокоплавы 347
 Болезни растений 269
 Большие полушария мозга 510, 511
 — срамные губы 668, 670
 Большой Барьерный риф 757
 Бомбикол 562, 649
 Ботаника 9, 10
 Боуменова капсула 483, 485, 701
 Брачное поведение 223, 663
 Брачный полет 662
 Брахиозавр 373
 Брожение 98, 268
 Бромурацил 166, 167
 Бронтозавры 373
 Бронхи 699
 Броуновское движение 35
 Брюхоресничные 335
 Брюшко членистоногих 343

 Брюшные ножки 345
 Бурая гниль 289
 Бурые водоросли 279
 Буферы 74

 Вазопрессин 349, 398, 525, 546
 Вайи 300
 Вакуоль 52
 — пищеварительная 52
 — сократительная 52
 Вакцинация 465
 Ванадий 38, 402
 Вандерваальсовы силы 67
 Варолиев мост 510, 511
 Вегетативная ветвь 517
 — нервная система 519
 Венерин бугорок 670
 Венерина мухоловка 33, 246, 593
 Венозное сплетение 475
 Венозный синус 450, 697
 Вентральная ветвь 517
 Венулы 456, 472
 Вены 450, 454
 — стенки 454
 Верблюд, эволюция 278
 Вертикальная зональность 742, 762
 Верхушечная почка 440
 Весеннее равноденствие 720
 Веслоногие 346
 Вещество Ниссля 399
 — строение 61
 Взаимоисключающие события 196
 Видообразование 230
 Виды 220, 230
 — взаимоотношения 252
 — возникновение путем гибридизации 232
 — географический ареал 240
 — репродуктивная преграда 230
 Виляющий танец 658
 Вирус(ы) 31, 261
 — герпеса 467
 — коревой оспы 465
 — обмен веществ 262
 — пситтакоза 263
 — форма 264
 — чумы собак 467
 Вирусная природа рака 262
 — частица 265
 Вирусные заболевания 262
 Висцеральный мешок 355
 Витамин(ы) 27, 84, 407, 422
 — водорастворимые 423
 — жирорастворимые 423
 — функции 84
 — А 73, 422, 715
 — D 73, 422
 — E 424
 — K 424, 464
 Вкус 578
 — распознавание 581
 Вкусовой волосок 581
 Вкусовые ощущения 214
 — почки 581
 Влагалище 538, 665, 670
 Внеклеточная жидкость 390, 405
 Внутренний скелет 337, 598
 Внутренняя клеточная масса 673, 689

Внутривидовые отношения 254
 Внутриклеточная жидкость 390, 405
 Вода, испарение растениями 65, 442
 — капиллярная 428
 — передвижение в растениях 436, 442
 — поглощение корнями 428
 — реакция расщепления 96
 — роль в клетке 65
 — секреция корнем 429
 — теплопроводность 65
 — физиологическая роль 422
 — фотоллиз 92
 Водоемы проточные 769
 — стоячие 769
 Водорода атомы 62
 Водородные связи 23, 25, 65, 145
 Водоросли 258, 269
 — бурые 279
 — десмидиевые 277
 — диатомовые 277
 — желто-зеленые 278
 — жизненный цикл 275
 — зеленые 277
 — красные 280, 787
 — сине-зеленые 245, 276
 Водянистая влага 584
 Водяные клопы 249
 Воздушные мешки 375
 Возникновение жизни 261
 Возрастная структура популяции 783
 Волокна интрафузальные 570
 — Пуркинье 453
 — экстрафузальные 570
 — альфа-эфферентные 572
 — гамма-эфферентные 572
 Волчья пасть 702
 Вольвы 285
 Вольфов проток 665, 667
 Вомбат 377
 Ворвань 73, 382, 420
 Воротная вена печени 418
 Воротничковые клетки 323
 Восприятие глубины 590
 — формы 592
 Воспроизведение 34
 — дифференциальное 22, 217, 223
 — случайное 217
 Восстановление 102
 Восточная область 745
 Восходящая ретикулярная активизирующая система 626
 Восходящие пути 509
 Временная суммация 613
 Временное распределение 654
 Врожденные аномалии 210
 — нарушения метаболизма 169
 Вторичные потребители 776
 Второе дыхание 604
 Вульва 670
 Выводковые корзиночки 294
 Выделительная пора 481
 Выживание наиболее приспособленных 20, 220
 Выкидыш 678
 Вымирание экспоненциальное 783
 Гаверсовы каналы 55
 Газообмен животных 432

Газообмен наземных растений 430
 — простейших 430
 β -Галактозидаза 170, 410
 Галактозидпермеаза 170
 Галактозидтрансацетилаза 170
 Гамета 185
 Гаметофит 270, 294
 Гамма-глобулины 459
 Ганглий(и) 497
 — вегетативные 497
 — симпатический 519
 — спинномозговые позвоночных 497
 Гастрей 240
 Гастрин 412, 533
 Гастроваскулярная полость 316, 327, 329
 Гастрюла 240, 681, 683
 Гастрюляция 680, 682
 — амфибий 687
 — птиц 689
 Гаттерия 371, 373
 Гексозы, поглощение в кишечнике 416
 Гексокиназа 111, 129
 Гемизиготный 207
 Гемоглобин 200, 449, 459, 461
 — аминокислотная последовательность 237
 — мутантные формы 154, 157
 — синтез 165
 — эволюция 314
 Гемопротейды 463
 Гемофилия 208, 464
 Гемоцель 343, 363, 449, 483
 Гемоцианин 314, 345, 449, 461
 Гемоцитобласты 459
 Ген(ы) 39, 178, 191
 — взаимодействие 191, 200
 — «горячие точки» 167
 — дерепрессия 169
 — доминантный 177, 192
 — дрейф 22, 216, 222
 — изменения 165
 — операторы 173
 — определяющий длину шерсти у кошек 211
 — — пол 207
 — плейотропное действие 222
 — расположение в хромосоме 206
 — регуляторы 170, 173
 — репрессия 169
 — рецессивный 177, 192
 — синтезированный 160
 — тканевой совместимости 469
 Ген — фермент, отношение 167, 178
 Генерализация 645
 Генеративные ядра 306, 308
 Генераторный потенциал 504
 Генетика 10
 — менделевская 175
 — популяций 212
 — принципы 210
 — развитие 176
 Генетическая информация 125
 — — внеядерная передача 173
 — — перенос 140
 — карта 141
 — популяция 220

Генетические задачи 210
 — закономерности, вероятностный характер 194
 Генетический код 135, 152
 — — «знаки препинания» 154
 — — универсальность 23, 154
 — материал, передача между бактериями 141
 Генетическое равновесие 22, 214, 216, 221
 Гензеновский узелок 689
 Генные мутации 166, 226
 — — вызванные излучением 167
 — — число 167
 Геном 224
 Генотип 193, 212
 Генофонд 212, 220
 Географическая изоляция 223, 231
 Гепарин 464
 Гермафродитизм 339, 661
 Гетерогамия 272
 Гетерозиготный организм 193
 Гетерозис 210
 Гетеротрофы 246, 260, 290, 407
 Гиббереллины 550, 708
 — гормональная активность 529
 Гибридизация 223, 233
 Гибридная мощность 210
 Гибридные орбитали 64
 Гибриды межвидовые 233
 Гигантские хромосомы 555
 «Гигантский» аксон 339
 Гидра 325
 — размножение 327
 — регенерация 325
 Гидратированные частицы 385
 Гидроксилпатит 54
 Гидролазы 409
 Гидролиз 102
 Гидролитическое расщепление 407
 Гидростатическое давление в капилляре 456
 Гидросфера 725
 Гидроэпиандростерон 529
 Гимен 670
 Гинкго 303
 Гиперплазия коры надпочечников 537
 Гипобласт 684, 689
 Гипокотиль 306, 311, 706
 Гиполимнион 771
 Гипоталамические факторы 398, 538
 Гипоталамус 511, 532, 537, 627, 635
 — секреция, релизинг-фактор 542
 — функция 511
 — центр, регулирующий температуру тела 475
 Гипотеза Диксона и Джоли 446
 — неоднозначного соответствия 156
 Гипофиз 532
 — задняя доля 532
 — передняя доля 532
 Гистоны 138
 Гифы 281
 Гладкие мышцы 607
 Глаза, адаптация к темноте 588
 — головоногих моллюсков 363
 — камерные 583

- Глаза, конвергенция 590
 — насекомых 363
 — пигменты 590
 — позвоночных 363
 — сложные (фасеточные) 345, 583, 590
 — членистоногих 583
 Глазкí 345
 Глазное пятно 317
 — яблоко, мышцы 584
 Глазной бокал 694
 Глазные пузырьки 694
 Гликоген 71, 124, 407, 418, 602
 — печени 71, 418
 — синтез и распад 129
 Гликогеноз 129
 Гликогенсинтетаза 129
 Гликогенфосфорилаза 535
 β-Гликозидаза 410
 Гликолиз 111, 119, 392
 — анаэробный 114
 Гликопротеиды 528
 Глицерин 72, 384
 Глицерофосфатиды 384
 Глицин 74, 131
 Глобулины 459, 463, 708
 Глотка 338, 409, 477, 699
 Глоточные мешки 361
 Глутамин 131
 Глутаминаза 492
 Глутаминовая кислота 116
 Глюкагон 129, 414, 526, 530
 — секреция 535
 Глюкоза 70, 125
 — «активация» 111
 — активный перенос 392, 460
 — обмен 114, 119
 — образование из аминокислот 418
 — превращение в жир 419
 — уровень в крови 418, 535
 — функция в крови 70
 Глюкозо-1-фосфат 81, 129
 Глюкозо-6-фосфат 81
 Глюкозо-6-фосфатаза 419, 712
 Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа 115
 Глюконеогенез 536, 559
 Гниение 268
 Годичные кольца 439
 Голландская болезнь ильмовых 289
 Голова членистоногих 343
 Головастик 249, 665
 Головные грибы 289
 Головогрудь 345
 Голодание 76
 Голожаберные 355
 Голозойное питание 246
 Голосеменные 303
 — цикл развития 305
 Голотурии 356, 359
 Голубиное «молочко» 634
 Гомеостаз 26, 479, 631
 Гомогентизиновая кислота 169
 Гомозиготный организм 193
 Гомойотермный 122
 Гомологичные белки 314
 — органы 236
 — структуры 314
 Гонадотропный гормон 377
 Гормон(ы) 27, 411, 523, 524
 — влияющие на распределение пигмента 349
 — гипофиза 511, 532
 — гонадотропный 377
 — концентрация в крови и тканях 559
 — линьки 348
 — лютеинизирующий 528, 538
 — лютеотропный 528
 — механизм действия 559
 — парашитовидных желез 527, 536
 — половые 528
 — раневые 184
 — растений 546
 — роста 419, 422, 527, 532
 — стероидные 73
 — стимулирующий меланофоры 525
 — тиреотропный 369, 524, 532
 — тормозящие линьку 348
 — щитовидной железы 117, 369, 422, 537, 557
 Горох, генетика 178
 — глобулин 708, 711
 Гортань 477
 Гоферы 228
 Грана 46, 92, 99
 — мембранная структура 92
 Гранулоциты 460
 Гребень кур, величина и форма 200
 Гребневик, органы чувств 329
 Грибковое заболевание ног 289
 Грибы 258, 269, 281
 — вертикальные пластинки 285
 — истинные 281, 788
 — культивирование 285
 — хозяйственное значение 287
 — эволюционные взаимоотношения 291
 Грудной ребенок, питание 679
 Грудные железы, рост 538
 Грудь членистоногих 343
 Группа сцепления 207
 Группы крови человека 202
 Грызуны 380
 Гуаниловая кислота 131
 Гуанин 23, 77, 131, 135, 143, 167
 Гуано 251, 376, 776
 Гуанозиндифосфат 108
 Гуанозинтрифосфат 77, 128, 161, 162
 Губки 323, 480
 — агрегация клеток в культуре 403
 — видовая специфичность 325
 — развитие 325
 — эмбриональное развитие 325
 Губоногие 343
 «Гуморальные» антитела 469
 Гусеница 349
 Гусиная кожа 532
 Гуттация 443
 Давление отбора 222
 Дальнозоркость 589
 Дальтон 15
 Дарвина — Уоллеса теория естественного отбора 219
 Дарвиновы вьюрки, дифференциация 228
 Двигательная единица 600
 — зона 513
 — концевая пластинка 600
 Двигательные нервы 694
 Движение амебоидное 32
 Двойная спираль 135, 145, 149
 Двойное оплодотворение 309
 Двоякодышащие рыбы 367
 Двудольные 438
 — отличие от однодольных 307
 Двупарноногие 343
 Двусторчатые моллюски 355
 Двусторчатый (митральный) клапан 451
 Девственная плева 670
 Дегидрирование 103
 Дегидрогеназа 77, 106
 Дезоксирибоза 72, 135
 Дезоксирибонуклеаза 411
 Дезоксирибонуклеиновая кислота, см. ДНК
 Дезоксирибонуклеопротеиды 149
 Дейтерий 62
 Декарбоксилирование 104, 430
 Делеция 165, 226
 Дельфин 228
 Дем 220
 Демонстрационные движения 650
 Денатурация 75
 Дендриты 57, 495
 Деполяризация локальная 503
 Деревянистые многолетние растения 437
 Десмидиевые водоросли 277
 Десмосомы 387
 Десятиногие раки 347
 Детрит 256
 Детский паралич 262
 Джиплюр 562
 Диабет 420, 492, 559
 Диализ 37
 Диаминопимелиновая кислота 266
 Диапауза 349, 556
 Диастола 449, 452
 Диатомовые водоросли 277
 Диафрагма 584
 Диафрагмальные нервы 477
 Дигибридное скрещивание 196
 Диглицериды 416
 Дилататоры 598
 Диметилгуаниловая кислота 158
 Динамическое равновесие 470
 — — в природе 256
 Динозавры 373
 Динофлагелляты 278
 Диоксиацетонфосфат 111
 Диоксифенилаланин 167
 Диплодок 373
 Диплоидия 313
 Диски Меркеля 570
 — А 604
 — I 604
 Дистальный извитой каналец 487
 Дифосфопиридиннуклеотид (ДПН) 106
 Дифракционная рентгенограмма ДНК 143
 Дифференциальная проницаемость 397

Дифференциальное воспроизведе-
ние 22, 217, 223
Дифференциация полов 274
Дифференцировка 691, 709
Диффузия 35
— облегченная 393
— скорость 37
ДНК 23, 76, 135, 136
— дифракционная рентгенограм-
ма 143, 144
— митохондриальная 173
— модель Уотсона — Крика 144
— последовательность нуклеоти-
дов 23
— синтез 147, 149
— содержание в соматических
клетках 138
— соотношение азотистых осно-
ваний 143
— спираль 144
— стабильность 125
— структура, двойная спираль 23
— транскрипция 24, 27, 136, 147
— химический состав 143
ДНК-зависимая РНК-полиме-
раза 158
ДНК-затравка 149
ДНК-полимераза 147
Дождевой червь 338
— — выделительная система 339,
481
— — кровеносная система 339,
448
— — пищеварительная система
338
— — размножение 339
Доминантный ген 177, 192
Доминирование 192
— неполное 198
Доноры водорода 430
Дорзальная ветвь 517
Досковидные корни 736
ДОФА-декарбоксилаза 555
Древесина, сосуды 60
Древовидные папоротники 300
Дрейф генов 22, 216, 222
Дробление 680, 682
— изолецитальных яиц 683
— распределение генетических
потенций 687
— телолецитальных яиц 684
— центролецитальных яиц 684
Дрожжи 115, 246, 284
Дупликация 165, 226
Дыхальца 344, 435
Дыхание 402, 430
— не прямое 402
— при физической работе 477
— прямое 402
— разобщение тироксином 559
— регулирование 477
Дыхательные ферменты 85
Дыхательный ансамбль 119
— центр 477
— — регулирование 477
2,4-D 550
Евстахиева труба 573, 699
Емкость местообитания 783
Естественный отбор, теория Дар-
вина — Уоллеса 219

Ехидна 377
Жаберная крышка 367
Жаберные мешки 699
— щели 240, 361, 362, 699
Жаброногие 346
Жабры 366, 432, 434
— газообмен 434
Жвалы 345
Жгутик 245, 266, 290, 317
Жгутиковые 245, 316, 317
— в кишечнике 253
— передвижение 317
Желатина 54
Железнодорожный червь 134
Железные бактерии 245
Железо 103, 422
— потребности организма 422
Железы внутренней секреции 523
— зеленые 482
— эндокринные 523
Желтое тело 538
Желток 57, 190
Желточная пробка 687
Желточные пластинки 682
Желточный мешок 675
Желтуха 413
Желудочек 449, 450, 697
Желудочки мозга 511
Желудочный сок 394, 411
Желчные камни 413
— кислоты 411
— пигменты 413
Желчный пузырь 412
Желчь 409, 412
Женские половые органы, наруж-
ные 670
Женский пронуклеус 672
Живая ткань, рост 33
Живородящие 663
Животные, газообмен 432
— глубоководные 134
— дневной образ жизни 631
— забота о потомстве 664
— ночной образ жизни 631
— пелагические 768
— пищеварительная система 408
— половое размножение 661
— транспортные системы 448
Живые системы, потоки энергии 88
Жидкие кристаллы 260
Жидкости тела, ионный состав 69
— — состав и объем, регуляция
479, 494
Жизненный цикл животных 664
— — растений 293, 305, 307
Жизнь на суше, приспособление
337
Жирные кислоты 72
— — активация 128
— — биосинтез 423
— — незаменимые 407
— — перенос кровью 461
— — полиненасыщенные 417
— — производные 524
Жировая прослойка 73
Жировой обмен 419
Жиры 72
— всасывание 416
— функция 72
Жужжальца 352, 578, 618

Заболонь 439
Завязь 307
Задние корешки 516
Задний мозг 694
Задняя кишка 695
Закон минимума 730
— независимого распределения
(второй закон Менделя) 26, 196
— расщепления (первый закон
Менделя) 21, 192, 198
— сохранения энергии 79
— Старлинга 471
— толерантности Шелфорда 731
Замыкающие клетки 58, 99, 431
— — тургорное давление 432
Запечатление 648
Зародыш 550
Зародышевая плазма 21
Зародышевые оболочки 675
Зародышевый диск 689, 694
— листок 314
— мешок 308
Заростки 301
Засухоустойчивость 741
Зачатие, максимальная вероят-
ность 544
Заяц, численность популяции 785
Заячья губа 702
Зеатин 524, 551
Зеин 418
Зейгломонты 378
Землеройка 122
Земноводные 368, 792
Зигота 34, 269, 659
Зимнее солнцестояние 720
Зимняя спячка 123
Зимогеновые гранулы 594
Злаки 233
Змеи 371
Зоб 338, 409
Зобная железа 467
Зона дифференцировки 426
— растяжения 425
Зоология 9, 10
Зоопланктон 765
Зооспоры 270, 274
Зрачок 584
Зрение 582
— биноккулярное 590
— дефекты 589
— химия 587
Зрительные пигменты 587
Зрительный нерв, регенерация 501
— пурпур 423, 587
Зубы, дифференциация 377
Зяблик, поведение

Иерархическая организация 655
Избирательная проницаемость 383
Изменчивость 219
Изогамия 272
Изолецитальные яйца, дробление
683
Изолимонная кислота 107
Изолирующий механизм 231
Изоляция генетическая 232
— географическая 231
— экологическая 232
Изомеры 70
Изопреноидная группа 103, 529

Изотермичный 80
 Изотопы 62
 Изоферменты 712
 Икроножная мышца 599
 Имагинальный диск 349
 Иммиграция 784
 Иммунитет 264, 465
 — активно приобретенный 465
 — гуморальный 467
 — естественный 467
 — клеточный 467
 Иммуноглобулины 463, 465
 — «легкие» цепи 465
 — последовательность аминокислот 468
 — «тяжелые» цепи 465
 Иммунологическая толерантность 469
 Иммунологические пробы 533
 Импотенция 671
 Импринтинг 648
 Инвагинация 680
 Инверсия 166, 226
 Инволюция 687
 Индолилуксусная кислота 437, 524, 548
 Индол-о-метилтрансфераза 533
 Индонезийский варан 371
 Инозиновая кислота 131
 Инсайт 645
 Инсоляция 719
 Инструктивная теория 468
 Инсулин 74, 394, 414, 419, 526, 530, 560
 — секреция 535
 Интенционные движения 651
 Интермедин 369
 Интерстициальные клетки 532
 Интерферон 264
 Интрацеребральная железа 351, 554
 Информация, передатчики 535
 — перенос, роль ДНК 140
 Инфузории 310
 Инфузорная земля 278
 Иод 38, 402, 422
 Иодацетат 602
 Иодопсин 587, 588
 Ионы, транспорт 429, 460
 Иррадиация 615
 Ископаемые остатки 234
 Искусственные «матери» 639
 Испанский мох 293
 Ихтиозавр 228, 373

 Казуары 242, 375
 Калий 505
 Калориметр 118
 Калория 82
 Кальмар 355
 — гигантский аксон 385
 Кальций 422, 509
 — концентрирование внутримитохондриальное 391
 — радиоактивный 62
 — содержание в крови 536
 Кальцитонин 527, 536
 Кальциферол 424
 Камбий 58, 59, 428, 438
 — дифференцировка 708
 Каменистые клетки 60

Кампаниформные органы 570
 Канал преддверия 573, 574
 — улитки 574
 Канальцевая секреция 485, 489
 Капилляры 13, 448, 450, 454
 — поры 456
 — число в мышечной ткани 456
 Каппа-частицы 321
 Капуста, сорта 240
 Карбоксигемоглобин 463
 Карбоксипептидаза 410
 Карибу 256
 Кариокинез 182
 Кариоплазма 39
 Каротидный клубочек 472
 — синус 479
 — — барорецепторы 567
 Каротин 73, 93, 101, 424
 Каротиноиды 73
 Катаболизм 32
 Каталаза 83
 Катализ 82
 Катализатор 82
 Катнон 68
 Квантосомы 92
 Кенгуру 377
 Кесарево сечение 678
 α -Кетоглутаровая кислота 107
 9-кетодекановая кислота 562
 Кетоновые тела 421, 499, 559
 Кила крестоцветных 281
 Киназы 128
 Кинестетическая чувствительность 570
 Кислород, атом 64, 470
 — кривая диссоциации 463
 — потребление человеком 118
 Кислородная задолженность 603
 Кислота 68
 Кистеперые рыбы 367
 Китовая акула 366
 Китообразные 382
 Киты 73, 382
 Кишечная палочка 267, 269
 Кишечник 409
 Кишечнополостные, координация 327
 — нервная система 521
 — нервные клетки 327
 — регенерация 329
 — ткани 325
 — экскреция 481
 Кишечные ворсинки 414
 Классы 231
 Клетки 29
 — гаплоидные 40, 185, 269
 — диплоидные 40, 185, 269
 — избирательное сродство 691
 — локальное отмирание 701
 — нейросекреторные 351
 — перемещения 402
 — размер 52
 — Сертоли 666, 668
 — содержание воды 65
 — — ионов 390
 — строение 30, 31, 126
 — «строительные материалы» 125
 — химический состав 69
 — ядро 39
 Клетки-спутники 60

Клеточная пластинка 184
 — стенка 35, 244
 — теория 10, 17
 Клеточное деление 179
 — дыхание 79, 102
 — «топливо» 125
 Клеточные компоненты, динамическое состояние 125
 Клеточный гомеостаз 404
 — сок 125
 — — осмотическое давление 400
 Клещи 348
 Климакс эдафический 752
 Климаксная растительность 773
 Климаксное сообщество 751
 Климат горный 725
 — колебания 611
 — континентальный 725
 — морской 725
 — муссонный 725
 — побережий 725
 — пустынь 725
 — формирование 724
 Климатические различия 721
 Климатический фактор 719
 Клинолистные 297
 Клитор 670
 Клональная селекция 468
 Клубни 437
 Клубочковая фильтрация 486, 489
 Клубочковый фильтрат 485
 Книдобласты 609
 Коала (сумчатый медведь) 377
 Кобаламин 423
 Кобальт 422
 Ковалентные химические связи 64
 Код генетический 135, 152
 — вырожденность 155
 — триплетный 135
 Кодоминантность 199, 215
 Кодон 24, 135, 153
 Кожа 53, 569
 — наследование цвета 201
 — экскреторная функция 479
 Кокки 266
 Кокцидиоз 321, 660
 Колбочки 564, 585
 — Краузе 570
 — типы 588
 Коленный рефлекс 613
 Коллаген 54, 705
 Колленхима 60
 Коллинеарность 157
 Коллоидно-осмотическое давление 456, 485
 Коллоидные агрегаты 260
 Коловратки 335, 790
 Колонии насекомых 353
 Кольчатые черви 338
 — — нервная система 339
 Колюшка 368, 621, 631
 Комменсализм 252, 253
 Комплекс Гольджи 49, 51
 Конечности пятипалые 369
 — развитие 697
 Конидии 284
 Конкуренция 220, 252
 Константа равновесия 81
 Конформация 70

- Концевые разветвления 496
 Конъюгированная система 92
 Кооперация бессознательная 255
 Копуляция 339
 Копчик 236
 Копытные 378
 Кора 428, 438
 Корабельный червь 355
 Кораблик 356
 Кораллины 280
 Коралловые полипы 329
 — рифы 757
 Корень(ни) 99, 292
 — вторичный 427
 — газообмен 431
 — дифференцировка 549
 — запасание питательных веществ 446
 — мочковатые 427
 — первичный 426
 — площадь корневой поверхности 426
 — придаточные 427
 — стержневой 427
 — точка роста 425
 — эпидермис 427
 Корепрессор 170
 Корневище 437, 661
 Корневое давление 429, 436, 443
 Корневой чехлик 425
 Корневые волоски 59, 426
 — клубеньки 250
 Коробочка 294
 Коронарные сосуды 471
 Корончатые галлы 269
 Кортиев орган 574
 Кортизол 419, 529, 559
 Костномозговая полость 54
 Костные пластинки 55
 — рыбы 366
 Косточковые плоды 311
 Кость 54
 Костянки, см. Косточковые плоды
 Котилозавры 369, 371
 Кофермент(ы) 27, 77, 84, 106, 423
 — А 104
 — Q 103
 Кошки, половое поведение 634, 635
 — с острова Мэн 226
 Крабы 347
 Красный костный мозг 459
 Крахмал 70, 84, 407, 446
 Креатинин 479
 Креатинкиназа 118
 Креатинфосфат 118
 Креветки 252, 347
 Креодонты 378
 Кривая нормального распределения 202
 Криста 44, 119
 Кровеносная система замкнутая 363
 — — незамкнутая 363
 — — эволюция 450
 Кровеносные сосуды 448, 454
 Кровоток, действие CO_2 474
 — регулирование 472, 474
 Кровь 56, 459
 — группы АВО 202
 — — MN 203, 215
 Кровь группы Rh 203
 — перенос веществ 460
 — свертывание 463
 — скорость циркуляции 472
 Кровяные клетки 448
 — пластинки (тромбоциты) 57, 460
 Крокодилы 373
 Кролик, виды 232
 Кроссинговер (перекрест) 141
 Кроты 228
 Круглое окно 574
 Круглые черви 334
 Круглый мешочек 576
 «Круговой» танец пчел 657
 Круговорот азота в природе 249
 — веществ 249, 775, 776
 — воды 776
 — углерода в природе 249, 250, 775
 — фосфора 777
 Крылья насекомых 352, 609
 Крысы, поведение 627, 634
 Ксантофилл 93, 101
 Ксерофтальмия 423
 Ксилема 60, 99, 294, 428, 436
 — дифференциация 549
 Кузнечик 349
 Куколка 349
 Куперовы железы 669
 Кураре 399, 508
 Куры, иерархия 654
 Кустарники 437
 Кутикула 338
 — членистоногих 343
 Кутин 58, 99
 Лабиринтодонты 369
 Лакмус 287
 Лактаза 410
 Лактатдегидрогеназа 104, 106, 238, 712
 Лактация 670
 Лактоза 71
 Ланцетник 362
 Латекс 436
 Латентное научение 645
 Латентный период 600
 Латеризация 730
 Легкие 432, 435
 — развитие 699
 — экскреторная функция 479
 Легочные мешки 348
 Лейкозин 278
 Лейкопласты 46
 Лейкоциты 56, 460
 Лемминг 256
 Ленточные черви 331, 333
 Лес влажный умеренной зоны 733
 — — тропический 736
 — листопадный умеренной зоны 735
 — хвойный 733
 «Лестница природы» 12, 219
 Летнее солнцестояние 720
 Летучие мыши 123, 380
 — — эхолокация 620
 Лигнин 60, 400
 Лигнит 249
 Лизергиновая кислота 287
 Лизин 418
 Лизосомы 51
 Лизоцим 265
 Лимническая зона 769
 Лимонная кислота 106
 Лимфатическая система 458
 Лимфатические капилляры 416, 458
 — узлы 458
 Лимфоциты 56, 458, 460
 Линька насекомых 348, 553
 — ракообразных 348
 Липаза 84, 411
 Липидный обмен 419
 Липиды 72
 — сложные 407
 Липовителлин 682
 Липоевая кислота 108
 Липопротеиды 461
 Лист 99, 292
 — газообмен 431
 — опадение 101
 — функции 99
 Листовая подушечка 593
 Листовые зачатки 99
 — рубцы 441
 Литоральная зона 760
 Личинки 349, 556, 681
 Лишайники 256, 285
 Ложная мучнистая роса 288, 488
 Ложный плод 310
 Локус 192
 Лососевые 402, 649
 Лофофор 336
 Лошадь, эволюция 378
 Лубяные волокна 60
 Лунные циклы 340
 Лучеперые рыбы 367
 Лучистый венец 672
 Люмпродопсин 587
 Лютеинизирующий гормон (ЛГ) 528, 538
 — — релизинг-фактор 538, 544
 Лютеотропный гормон (ЛТГ) 528
 Люцифераза 134
 Люциферин 134
 Лягушка 249, 391
 Магний 84, 93, 509
 Мадрепоровая пластинка 358
 Макак-резус, половое и материнское поведение 639
 Макй 740
 Макрогаметофит 306
 Макромолекулы 124
 — синтез 407
 Макронуклеус 320, 661
 Макроспора 297, 301
 Макроспорангий 306
 Макрофаги 460
 Макроэргические связи 108
 — фосфатные связи 84, 96, 102, 117
 Максиллы 345
 Малатдегидрогеназа 105, 106
 Малонилкофермент А 423
 Мальпигиевы трубочки 482
 Мальтаза 84, 410
 Мальтоза 71
 Малярия 321, 660
 Мамонты 378
 Мангровые болота 757

- Мандибулы 345
 Маниакально-депрессивный психоз 515
 Мантия моллюсков 354
 Марганец 422
 Масс-спектрометрия 62, 551
 Мастодонты 378
 Матка 665, 669
 Маточный корм 353
 Матрица 131
 Мевалоновая кислота 551
 Мегакариоциты 460
 Медведи 123
 Медузы 325, 327
 — поведение 617
 Медь 422
 Межвидовая конкуренция 787
 Междоузлие 440
 Межклетники 427
 Мезоварий 666
 Мезоглея 325, 327
 Мезодерма 240, 316, 330, 680
 — происхождение 292
 Мезонефрос 240, 665, 700
 Мезорхий 666
 Мезофилл 100
 Мейоз 185, 269
 Меланин 167, 214
 Мелатонин 533
 Мелькание (мигание) света 292
 Мембрана аксона 505
 — белково-липидная 260, 384
 — искусственная двуслойная 385
 — митохондриальная 85
 — плазматическая 383
 — полупроницаемая 37
 — проницаемая 37
 — разность потенциалов 390
 — ультраструктура 384, 387, 397
 — химическая и физическая природа 35
 — эритроцитов 384
 — ядерная 39
 Мембранная теория проведения возбуждения 397
 Мембранные насосы 402
 Мембранный потенциал 391
 — — покоя 397
 Менделя законы 21
 Менструальные выделения 542
 Менструальный цикл, гормональная регуляция 542
 Менструация 422, 540, 674
 Меристема боковая 58
 — верхушечная 99
 Меростомовые 348
 Местообитания 248, 773
 Метаболизм, см. Обмен веществ
 Метаморфоз 665, 681
 — амфибий 369
 — насекомых 349
 Метанефридий 339, 481
 Метанефрос 240, 484, 665, 700
 Метародопсин 587
 Метафаза 182, 185
 6-метиламиноадениловая кислота 158
 Метионин 129
 Метчики следов 560
 Механизмы поведения, созревание 633
 Механическая смесь 65
 Механорецепция 564, 569
 Мечехвосты 348
 Миграция 649, 784
 — гормональный контроль 636
 Миелин 499
 Микроворсинки 414, 581
 Микрогаметофит 306
 Микрон 15
 Микронуклеус 320, 661
 Микропиле 306
 Микросомы 49
 Микроспора 297, 301
 Микроспорангий 306
 Микроэлементы 84, 422
 Миксины 364
 Миксомицеты 281
 Мильдю 288
 Миндалины 699
 Минералокортикостероиды 529
 Минеральные вещества, потребности организма 422
 — — физиологическая роль 422
 Минимальная среда 168
 Миноги 364
 Минутный объем сердца 472
 Миогенный ритм 609
 Миозин 602, 604
 Миофибриллы 56
 Миофиламенты 604
 Митоз 179
 — биологическое значение 184
 — регуляция 184
 — частота 184
 Митотическое веретено 42, 181, 185
 Митохондриальная мембрана 116, 119
 Митохондриальный клапан 451
 Митохондрия 44, 79, 102, 125
 — аккумуляция ионов 391
 — метаболическая активность 121
 — молекулярная организация 119
 — эволюционное происхождение 45
 Мицелий 281
 Млекопитающие 377
 — отряды 379
 — плацентарные 377
 — стада 653
 Млечные железы 679
 Млечный сок 438
 «Мнимая» операция 41
 Многощетинковые черви 340, 632
 Множественные аллели 202
 — факторы 201, 202
 Мозг, развитие 693
 — электрическая активность 513
 Мозговое вещество надпочечников 530
 Мозговые оболочки 510
 Мозжечок 511
 Молекулы 64
 — движения 35
 Молекулы-адапторы 160
 Молекулы-акцепторы 136
 Молекулы-переносчики 393
 Молекулярная биология 10
 Молибден 422
 Моллюски 353
 Молоко женское, состав 679
 — секреция 546
 Молоточек 573
 Молочная кислота 85, 602—604
 Молочные железы 377
 — — развитие 545
 Моноглицериды 416
 Моноклимаксная теория 752
 Моноциты 56, 460
 Морская болезнь 577
 — вода, состав 68
 — звезда 356
 — — поведение 616
 — лилия 356, 359
 — среда, неоднородность 756
 Морские местообитания 752
 — чайки, солевая железа 402
 Морской гребешок 355
 — еж 356, 359
 — конек 367
 — огурец (голотурия) 253, 359
 — салат 277
 Морула 673, 689
 Морфин 429
 Морфогенез 711
 Морфогенетические движения 691, 701
 — перемещения клеток 403
 Морфология 9
 Моча, концентрирование 490
 — образование 485
 — состав 487
 Мочевая кислота 131, 238, 479, 483
 Мочевина 76, 238, 421, 479
 Мочевой пузырь 391, 484, 485, 667
 Мочеиспускание 485
 Мочеиспускательный канал 665, 667, 669
 Мочеполовая система 484, 665
 Мочеполовой синус 667
 Мочеточник 666
 Мошонка 532, 668
 Мужской пронуклеус 672
 Мул 210
 Мулаты, генотип 201
 Муравьи 560, 657
 Муравьиная кислота 131
 Мурамовая кислота 266
 Мутагенные вещества 167
 Мутации 34, 164, 178, 222, 224
 — генные 166
 — обратные 216
 — причины 226
 — прямые 216
 — спонтанные 167
 — типы 226
 — точковые 166
 — хромосомные 165, 226
 Мутационное давление 216
 Мутуализм 252, 253, 285
 Муфта дождевого червя 339
 Муха, поведение, связанное с питанием 624, 627
 — це-це 319
 Мучнистая роса 284
 Мхи 292
 — цикл развития 293
 Мшанки 336
 Мышечная активность 600
 — ткань 55
 Мышечное веретено млекопитающих 570
 — сокращение 602, 604
 Мышечные волокна 595

- Мышечные клетки 56
 Мышечный желудок 338
 — тонус 573, 599
 Мышление 518
 Мышца(ы), антагонисты 598
 — брюшко 598
 — гладкие 56
 — низших животных 607
 — отводящие 598
 — приводящие 598
 — сердечная 56
 — сгибатели 598
 — скелетные 595
 — типы 56
 Мюллеровы протоки 666
 Мягкая гниль 269
 — мозговая оболочка 510
- НАД 77, 105
 Надпочечники 530
 НАД·Н 116
 НАДФ 77, 105
 НАДФ·Н 91, 95, 96
 Наземные растения, эволюция 292
 Наковальня 573
 Накопление чистой продукции 781
 Наружный скелет 337, 598
 — слуховой проход 573
 Насекомоядные 380
 Насекомые 347
 — летательные мышцы 608
 — метаморфоз 349
 — общественные 353, 655
 — органы вкуса 581
 — осязательные волоски 565
 — экскреторные органы 483
 Наследственная информация 175
 Наследственность 201
 Настоящие плоды 310
 Натриевый насос 384, 390, 488, 505, 593
 Научение 518, 642
 — ассоциативное 643
 — виды 643
 — влияние подкрепления 643
 — инструментальное 643
 — путем проб и ошибок 643
 Научный метод 9
 Неарктическая область 745
 Неврилема 499
 Неврозы 515
 Нейраминидаза 528
 Нейрогенный ритм 609
 Нейроглия 496
 Нейрогормоны 398
 Нейрон(ы) 57, 495
 — адренергические 399
 — афферентные 496
 — вставочные (промежуточные) 496
 — двигательные (моторные) 496
 — первичный 595
 — постганглионарные 519
 — преганглионарные 519
 — регенерация 499
 — секреторная функция 398
 — униполярные 590
 — функции 398
 — холинергические 400
 — чувствительные (сенсорные) 496
 — электрическое сопротивление 505
- эфферентные (двигательные) 496
 Нейросекреция 349, 508
 Нейротубули 399
 Нейроспора 168, см. также *Neurospora*
 Нейрофибриллы 316, 399
 Нейтрофилы 56, 460
 Нектон 771
 Нематоциты 316, 326, 609
 Немертины 333
 Неокортекс 630
 Неотропическая область 745
 Непарнокопытные 381
 Неподеленные пары электронов 90
 Неполнозубые 380
 Неполное доминирование 198
 Нервная пластинка 693
 — система 495
 — — автономная 519
 — — низших животных 521
 — — периферическая 509
 — — центральная 509
 — — эволюционное развитие 521
 — трубка 361
 Нервное волокно гигантское 507
 — — кабельные свойства 397
 Нервно-мышечный синапс, передача возбуждения 399
 Нервные окончания 570
 — складки 694
 — центры 511
 Нервный гребешок 694
 — желобок 694
 — импульс 502
 Нервы спинномозговые 516
 — черепномозговые 516
 — чувствительные 694
 Неритическая зона 767
 Нернста уравнение 390
 Несахарный диабет 491
 Нефрон 483, 485
 Нефть 278
 Неэлектролиты 68
 Ниацин 423
 Низкотравная прерия 740
 Никотинамидадениндинуклеотид, см. НАД
 Никотинамидадениндинуклеотид-фосфат, см. НАДФ
 Нисходящие пути 509
 Нити веретена 42, 181, 182
 Нитратные бактерии 245
 Нитритные бактерии 245
 Новорожденный, первый вдох 478, 703
 — степень самостоятельности 703
 Ножка аллантаиса 691
 Норадреналин 524
 Нотохорд 240, 361
 Нуклеиновые кислоты 76, 135
 — — расщепление в кишечнике 411
 — — синтез при дроблении 684
 — — специфичность 77
 Нуклеотидные цепи 146
 Нуклеотидфосфорилаза 154
 Нуклеотиды 76, 77, 135
 — необычные 158
 — спаривание 167
- Облегчение 509
 Облегченная диффузия 393
- Обмен веществ 25, 31, 416
 — — гормональная регуляция 557
 — — действие температуры 122
 — — интенсивность 32
 — — основной 122
 Оболочка оплодотворения 662
 Оболочки 38, 244, 361
 Обоняние 578
 Обратное всасывание 485
 Обызвествление 730
 Овальное окно 573, 698
 Овальный мешочек 576
 Овертона правило 384
 Овогенез 190
 Овогонии 190, 272
 Овотида 191
 Овоцит второго порядка 190
 — первого порядка 190
 Овуляция 538
 — гормональная регуляция 538
 — спонтанная 541
 Овца безрогая 208
 Одаренность 201
 «Один ген — один фермент — одна реакция», гипотеза 26
 Одиночное сокращение 600
 Однодольные 307, 438
 — стебель 440
 Однопроходные 241, 377
 Ожог 269
 Озера, экология 247
 Окаменение 235
 Океаническая область 768
 Окисление 102
 Окраска мышей, наследование 193
 — цветков, наследование 168
 Оксигемоглобин 56, 430
 Оксидаза 106
 Оксимиоглобин 430
 Окситоцин 349, 398, 525, 546, 678
 Олеиновая кислота 72
 Олений мох 287, 293
 Олигодендроциты 499
 Омматиций 590
 Онтогенез 13, 239
 Опадение 550
 Оперантное обусловливание 643
 Оперон 171
 Оплодотворение 185, 191, 269
 — внутреннее 662
 — наружное 662
 — у человека 672
 Оподзоливание 730
 Опоссум 377
 Опсанус, канальцевая секреция 489
 Опсин 587
 Опыление 301
 Оргазм 671
 Оргазмическая платформа 671
 Орган(ы) вкуса млекопитающих 581
 — — насекомых 581
 — — гомологичные 235
 — — обоняния 568, 582
 — — равновесия 573
 — — размножения 665
 — — слуха 573
 — — чувств 564
 — — Х 348, 556
 — — Y 348, 557
 Органеллы 316
 — внутриклеточные 31

- Органеллы, проводящие возбуждение 317
 — светочувствительные 317
 — цитоплазматические 46
 Организатор 713
 Организмы 29
 — взаимоотношения с окружающей средой 27
 Организмы-потребители 247
 Организмы-производители 247
 Организмы-разрушители 248
 Органические соединения 69
 Органы-мишени 533
 Ориентировка животных 649
 Ортодифенолы 548
 Осеннее равноденствие 720
 Осморецепторы 491
 Осмос 37
 Осмотическое давление 37
 Основание 68
 Основное вещество 29, 53
 — состояние 90
 Основной обмен 416
 Оспа 262, 465
 Осповакцина 465
 Остии 449
 Островки Лангерганса 414, 530
 Осьминог 355
 Отделительный слой 101
 Отек 458, 474
 Отолиты 576
 Отпечатки 235
 Отраженные боли 568
 Отрицательная обратная связь, принцип 26, 406
 — — — в эндокринной системе 536
 Офиуры 356, 358
 Ощущение 567
- Павианы, иерархия 655
 Палеарктическая область 745
 Палеонтологическая летопись 234
 Палеонтология 234
 Палисадные клетки 100
 Палоло 341
 Палочки 564, 585
 — сибирской язвы 267
 Пальмитиновая кислота 72, 110
 Пальпы 340
 Память 512, 518
 — долговременная 648
 — кратковременная 648
 Панген 21
 Панкреатический сок 409, 413
 Папоротники, приспособление к наземному существованию 300
 — современные 296
 — строение 300
 Паравентрикулярное ядро гипоталамуса 525
 Паразитарный сикоз 289
 Паразитизм 246, 252
 Паразиты патогенные 247
 Парамезонефрические протоки 666
 Парамеция 319, 320
 Парамил 277
 Паранойя 515
 Параподии 340, 599
 Парасимпатическая система 471, 520
- Паращитовидные железы 527, 530, 699
 Паренхима 60
 Парнокопытные 381
 Партеогенез 662
 Партеокарпические плоды 550
 Парша яблони 289
 Пастеризация 258
 Паукообразные 348
 Паутинная оболочка 510
 Паховый канал 668
 Педипальпы 348
 Пектиновые вещества 550
 Пеликозавры 371
 Пеллагра 423
 Пелликула 318
 Пенис 371, 669
 Пенициллин 254, 268, 284
 Пентозофосфатный путь 115
 Пепсин 84, 87, 410
 Пепсиноген 410
 Пептиды длинные 526
 — короткие 525
 Первичная полоска 689
 Первичные половые клетки 666
 — потребители 775
 — производители 775
 — фолликулы 666
 Первичный бульон 261
 — желобок 689
 — корень 311
 Первый мозговой желудочек 512
 — тон сердца 454
 Передние корешки 517
 Передний мозг 694
 Передняя доля гипофиза 527
 — кишка 695
 Перекись водорода 83, 106
 Перекрест, см. Кроссинговер
 Перенос энергии, эффективность 116, 255
 Перехват Ранвье 499, 507
 Перибласт 684
 Перикард 450
 Перикардиальный синус 449
 Перилимфа 574
 Перинеуральный синус 449
 Период абсолютной рефрактерности 504
 — полужизни 527
 — расслабления 600
 — сокращения 600
 Периферическая нервная система 516
 Перицикл 427, 438
 Перламутровый слой 355
 Пермеаза 394
 Пероксидаза 84
 Перспективные уроды 225
 Песец 256
 Пескожил, спонтанная активность 617
 Пескоройка 365
 Пестик 192, 306, 307
 Петля Генле 484, 487, 490, 491
 Печеночники 294
 Печень 409, 412, 699
 Пещеристые тела 669
 Пигидий 343
 Пигменты 92
 Пингвин 375
- Пиноцитоз 387
 — затрата энергии 389
 Пирамида биомассы 781
 — потока энергии 781
 — чисел 256, 781
 Пирамидный тракт 634
 Пиреноид 270
 Пиридоксальфосфат 423
 Пиридоксин 394
 Пировиноградная кислота 104
 Пирофосфат 127
 Питание 407
 — возбуждающий центр 628
 — голозойное 246
 — растений 424
 — сапрофитное 246
 — способы 245
 — тормозный центр 628
 Питательные вещества, перенос и запасание у растений 437, 446
 Пища, всасывание 414
 Пищеварение внутриклеточное 407
 — внеклеточное 407
 Пищеварительная вакуоль 319
 — система животных 408
 Пищеварительные железы, секреция ферментов 411
 Пищеварительный сок 410
 — тракт, развитие 699
 — — экскреторная функция 482
 Пищевод 409
 Пиявки 341
 Плавательный пузырь 367
 Плазма 56, 448, 459
 Плазматическая мембрана 31, 35, 383
 Плазматические клетки 460, 465
 Плазмодесмы 429
 Плазмодий 281
 Плазмолиз 401
 Пламенные клетки 331, 480
 Планктон 325
 Планула 329
 Пластиды 46
 Пластохинон 95
 Плаунообразные 296, 297
 Плацента 377, 533, 676
 Плацентарные млекопитающие 228
 Плацентарный лактоген 533
 Плезиозавры 373
 Плейотропное действие гена 222
 Плеченогие 241, 336
 Плодовая мушка, мутации 225
 Плодовитость 223
 Плодовое тело 282
 Плодовые рубцы 441
 Плоды, типы 310
 Плоские черви 329
 — — паразитические 331
 — — передвижение 330
 Плотное пятно (macula densa) 489
 Плотоядные животные 246, 380
 Пневмококки 137
 — «гладкая» форма 137
 — «шероховатый» штамм 137
 Пневмотаксический центр 477
 Поведение 611
 — внутриутробное 638
 — внутри яйца 638
 — гормональная регуляция 560, 634

- Поведение групповое 653
 — изменение во времени 623
 — мотивированное 626
 — «общественное» 649
 — общий уровень возбудимости 625
 — поисковое 625
 — регулятор с обратной связью 616
 — роль подражания 636, 638
 — — прошлого опыта 636
 — связанное с питанием 627
 — — — размножением 612
 — циклические изменения 631
 Поведенческие реакции 611, 612
 Повторение 643
 Повышенная чувствительность 469
 Поганки 285
 Подвесок 311, 706
 Поджелудочная железа 409, 413, 536, 699
 — — секреция 412
 Подзолы серо-бурые 730
 Подкрепление 643
 Позвонки 363
 Позвоночные 363
 — выделительная система 483
 — гомеостаз 483
 — кровеносная система 363
 — ухо, эволюция 575
 — феромоны 650
 Пойкилотермный 122
 Покрытосеменные 306
 — ископаемые 306
 — цикл развития 381
 Пол, определение 178, 207
 Полиадениловая кислота 155
 Полиаргинин 155
 Полигенная наследственность 201
 Полиглутаминовая кислота 155
 Поликлиматская теория 752
 Полилизин 155
 Полиморфизм 227
 — сбалансированный 227
 Полинуклеотидная цепь 23
 Полиомиелита вирус 247
 Полипептидная цепь, свертывание 75
 Полиплоидия 226
 Полиплоидные ткани 138
 Полипы 327
 Полирибосомы 49, 136, 163
 Полисахариды 72
 Полисомы 49
 Полиуридиловая кислота 154
 Полицитидиловая кислота 155
 Половая активность 663
 — система 668, 669
 Половое размножение, эволюция 270
 Половой акт 670
 — бугорок 668
 — отбор 223
 — член 668
 Половые аттрактанты 560, 562
 — гормоны 528
 — органы 538
 — складки 666, 668
 — тяжи 666
 — хромосомы 207
 Полость первичной кишки 681, 687
 — перикарда 450
 Полукружные каналы 577
 Полулунные клапаны 451
 Полупроницаемая перепонка 383
 Полухордовые 359
 Полушниковые 297
 Полярное тельце 190
 Полярные ядра 308
 Популяции 256
 — биология 10
 — величина 782
 — внутренние факторы 785
 — возрастная структура 783
 — генетические 220
 — экспоненциальный рост 782
 Порог поведенческой реакции 627
 Порфиросин 587
 Порядок 231
 Последовательность нуклеотидов 136
 Постганглионарные волокна 508
 Постоянная Планка 89
 Постсинаптический нейрон 508
 Потенциал действия 385, 504, 565, 568, 601
 — негативный 385
 — окислительно-восстановительный 116
 — покоя 390, 503
 Потовые железы 479
 Поток энергии 778
 Потоотделение 477
 Потребитель вторичный 249
 — первичный 249
 Почвенные факторы 719
 Почвы, горизонтальная стратификация 730
 — типы 730
 Почечка 706
 Почечная лоханка 484
 Почечные канальцы 483
 Почечный клиренс 490
 — клубочек 485
 — порог 490
 Почки агломерулярные 483
 — верхушечные 440
 — кора 487
 — мозговое вещество 487
 — пазушные 441
 — развитие 700
 — растений, защитные чешуи 440
 — роль в регуляции состава внутренней жидкой среды 479
 — функциональная единица 485
 Почкование 660
 Поясок 339
 Правило Джордана 241
 — сложения вероятностей 196
 — умножения вероятностей 194
 Предсердие 449, 450, 697
 Предстательная железа 669
 Прекапиллярные сфинктеры 456
 Преобразование энергии 10, 19, 79, 389
 Преоптическая область 541, 635
 Прерия высокотравная 740
 — низкотравная 740
 Пресинаптический нейрон 508
 Пресмыкающиеся 371, 792
 Пресноводные местообитания 768
 Прибрежная зона 769
 Привыкание 643
 Признаки, выгодные для организма 224
 — зависимые от пола 208
 — неадаптивные 220
 — сцепленные с полом 178, 207
 Приливы 761
 Приматы 377, 380
 Принцип конкурентного взаимоотношения 774
 — непарности 645
 Приобретенные признаки 21
 — — наследование 219
 Пробковые клетки 59
 Пробковый (вторичный) камбий 440
 Проведение возбуждения 505
 — — мембранная теория 397, 505
 Прогерия 705
 Прогестерон 532, 538, 545, 634
 Проглоттиды 333
 Продолговатый мозг 411, 511
 Проинсулин 526
 Происхождение жизни 259
 Проксимальный извитой каналец 487
 Пролактин 528, 546, 563, 634
 Пролиферативная фаза 542
 Пронефрические канальцы 483
 Пронефрос 240, 665, 670, 700
 Проприоцепторы 570, 616
 Пропускные клетки 427
 Простагландины 525, 671
 Простата 669
 Простейшие 290, 316
 — газообмен 430
 — гомеостаз 481
 — передвижение 316
 — эволюционные отношения 322
 Протетические группы 106
 Простомииум 340
 Пространственная суммация 615
 Простые плоды 310
 Противозачаточные средства, пероральные 544
 «Противоматочный» феромон 562
 Противотока принцип 490
 Протокооперация 252, 253
 Протонема 293, 294
 Протонефридии 331, 362, 480
 Протоны 61
 Протоплазма 29, 62
 Проторакальная железа 554
 Проторакотропный гормон (ПТТГ) 351, 554, 556
 Протромбин 424, 464
 Протромбиназа 464
 Профаза 180, 185
 Процессы анаболические 124
 — биосинтеза 124
 — катаболические 124
 — экзергонические 82, 127
 — эндергонические 82
 Пруды, экология 247
 Псевдоподия 319, 389
 Псевдоцелом 316, 334, 336
 Псевдоуридин 159
 Психозы 515
 Птерозавры 373
 Птицетазы 373
 Птицы 375
 — миграция 376
 — стаи 653

- Пульс 474
 Пупок 678
 Пупочные вены 677
 Пупочный канатик 676, 697
 Пурины, производные 524
 — синтез 131
 Пуромицин 684
 Пурпурные бактерии 246
 — серобактерии 98
 Пустыни 741
 Пчелы 353, 619, 657
 Пыльник 307
 Пыльца 302
 Пыльцевая трубка 308
 Пыльцевое зерно 306, 307
 Пыльцевой мешок 307
 Пятнистая лихорадка 266
 pH 67
- Равноногие** 347
Радиоавтография 152
Радиоиммунологические методы 542
Радиолярия 319
Радужная оболочка 584, 694
Радула 354
Развитие, аномалии 701
 — постнатальное 703
 — регуляция 709
 — с неполным превращением 349
Разгибатели 598
Раздражители «знаковые» 621
 — роль в процессах поведения 619
 — «сверхоптимальные» 623
Различение 645
Размножение бесполое 659, 660
 — половое 269, 659
 — — у животных 661
 — — — растений 661
Рак, вирусная природа 262
 — каштана 289
 — речной 347, 576
Раковина 355
Ракообразные 253, 345
 — линька 556
 — органы выделения 482
Ракушковые 346
Раневые гормоны 184
«Распознавание» одних клеток другими 402
Раствор гипертонический 38
 — гипотонический 38
 — изотонический 38
Растения водные 292
 — высшие 789
 — гомеостаз 479
 — длиннодневные 553
 — короткодневные 553
 — насекомоядные 246
 — однодомные 313
 — пустынные 741
 — распространение 731
 — развитие 706
 — рост, гормональная регуляция 546
 — транспортная система 436
 — фотопериодизм 551
 — эволюция 313
 — эффекторы 593
Растительная клетка, комплекс
 Гольджи 51
Рахит 422, 423
- Реакция оседания эритроцитов (РОЭ)** 463
 — подготовительная 104, 110
 — фотохимическая 89
Регенерация 42, 716, 718
Регуляторы-ограничители 535
Резонансная система 92
Рекапитуляция 238
Рекомбинации 207, 221
Релаксин 533
Релизинг-факторы 532, 538
Рентгеноструктурные исследования 23
Репликация ДНК 147, 149
Репрессор 170
Репродукция на молекулярном уровне 659
Рептилии 371
Реснички 319
Ресничное тело 584
Ресничные инфузории 319
 — — половые типы 320
Ретикулоциты 162
Ретина, см. Сетчатка
Ретинал 387
Ретинен 73, 587
Ретинол 423
Рефлекс 516, 613
 — Бабинского 633
 — Моро 634
 — сгибательный 615
 — условный 518, 643
Рефлекторная дуга 517, 613
 — овуляция 540
Рефрактерный период 504, 601, 607
Рецептор(ы) 565, 593
 — адаптация 567
 — растяжения 554
 — фазические 570
Рецепторные клетки 564
 — — гиперполяризация 565
 — — деполяризация 565
Рецепторный потенциал 567
Рецессивный ген 193
Решетка Пеннета 193
Ржавчина пшеницы, жизненный цикл 289
Рибоза 72
Рибонуклеаза 74, 87, 411
Рибонуклеиновая кислота, см. РНК
Рибосомы 25, 46, 84, 266
 — присоединение информационной РНК 163
 — — транспортной РНК 163
 — роль 162
 — состав 158, 161
 — структура 161
 — субъединицы 49
Рибофлавин 423
Рибулозодифосфат 99
Рибулозо-5-фосфат 94, 115
Ризоиды 279, 284, 294
Риккетсии 266
РНК 76, 135
 — аланиновая 159
 — гетерогенность 712
 — избирательная стабилизация 712
 — информационная 136, 147, 158
 — — время полужизни 711
 — — «замаскированная» 683
- РНК информационная, роль при дифференцировке** 708
 — — синтетическая 155
 — рибосомная 158
 — типы 158
 — транспортная 136, 156, 158, 159, 551
Роговица 584, 590
Роголистники 294
Род 230
Родовые схватки 677
Родопсин 587
Роды 677
Роландова борозда 513
Рост, наследование 201
 — неограниченный 244
Рослянка 246
Ротовая полость 681
Ротовые части насекомых 347
Роющие осы 655
Рудиментарные структуры 236
Рукокрылые 380
Рыбы, косяки 653
 — окраска 367
 — хрящевые 366
Рыльце 192, 307
- Саговая пальма** 303
Саговники 303
Саламандры 369
Самопроизвольное зарождение 18, 259
Саранча, полет 618
Саркодовые 316
Саррацения 246
Сахарá 70, 446
 — активный перенос 392
Сахарáза 83, 410
Сахарин 71
Сахарный тростник 125
Сахароза 71, 384
 — биосинтез 125
Сверчки 612
Светляки 133
Световые реакции 91, 95
Светящиеся организмы 133, 612
 — органы 609
Связи ангидридные 67, 407
 — водородные 66
 — гликозидные 67, 72, 125, 407
 — ковалентные 65, 67
 — пептидные 67, 74, 125, 407
 — полярность 67
 — тиоэфирные 67
 — фосфорноэфирные 67
 — химические 64, 65
 — электростатические (ионные) 64, 65
 — эфирные 67, 125, 407
Связки 54
Сгибатели 598
Северный олень 256
Сегментарный ганглий 339
Сегменты 316
Сезонные циклы 340
 — — размножения 634
Секретин 412, 526, 533
Секреторные процессы 594
Селезенка 459
Семейство 231
Семена 301

- Семена, хозяйственное значение 311
 Семенная жидкость 339, 669
 Семенные канальцы 666
 — пузырьки 669
 — растения 301
 Семя, период покоя 311
 — покृतосеменных 302
 — прорастание 387, 550, 776
 — строение 302, 310
 Семявыносящий проток 668
 Семядоли 306, 311, 706
 Семяпочка 306
 Сенная лихорадка 469
 Сенсорная адаптация 623
 Сенсорный код 567
 Септы 338
 Сердечная мышца 607
 Сердечный цикл 453
 Сердце амфибий 450
 — беспозвоночных 449
 — как насос 451
 — млекопитающих 451
 — развитие 697
 — регулирование работы 471
 — рептилий 451
 — ритмичные сокращения 452
 — рыб 450
 — токи действия 454
 — эволюция 449
 Сердцевина 438
 Сердцевинная полость 440
 Сердцевинные лучи 438
 Серийное разведение 268
 Серое вещество 499, 509
 Серповидноклеточная анемия 200
 Серповидноклеточность 227
 Серый бугор 541
 — кит, миграция 664
 Сетчатка 584, 694
 — рецепторные клетки 585
 Сиаловая кислота 528
 Сиамские близнецы 702
 Сизигийные приливы 760
 Симбиоз 252
 Симметрия двусторонняя 314
 — радиальная 314
 — сферическая 314
 Симпатин 508
 Симпатическая система 471, 519
 Симпозиумы 11
 Синапсы 57, 185, 399, 502, 508, 509
 Синаптическая передача 508
 Синаптические пузырьки 399, 502, 509, 594
 Синглетное состояние 90
 Сине-зеленые водоросли 276
 Синий кит 382
 Синтетаза 165
 Синусная железа 348, 556
 Синусный узел 451
 Синцитиальный трофобласт 674
 Сирены 381
 Система(ы) переноса электронов 46, 102, 106, 116, 117
 — управления сложные 538
 — химической координации 534
 — эндокринная 495
 Систола 452
 Ситовидные пластинки 446
 — трубки 60, 428, 446
 Сифон клоакальный 361
 — ротовой 361
 Сифонофоры 325
 Скаты 366
 Скафогнатит 433
 Скачкообразное проведение 507
 Скелет гидростатический 598
 Склера 584
 Склеренхима 60
 Скорпионы 348
 Скрещивание анализирующее 194
 — дигибридное 198
 — моногибридное 193
 Скрещивающиеся популяции 216
 Скрытые носители аномальных генов 200
 Скрэб 740
 Следовой разряд 613
 Следы памяти 648
 Слепая кишка 414
 Слепое пятно 585
 Слизевика 281
 Слизистая желудка, секреция 394, 412
 Слоевище 258
 Словцовые 258, 269
 Сложные глаза 343
 — плоды 310
 Слоны, эволюция 378
 Смена поколений 275
 Собаки, породы 240
 Собираательная трубочка 487
 Собираательные клубочки 490
 Соединительная ткань волокнистая 53
 Сократительная вакуоль 317, 402, 481
 Солевая железа 402
 Соли желчных кислот 73, 413
 — реабсорбция почками 488
 Соматоплазма 21
 Сомиты 697
 Сон 514
 Сонар, роль в поведении 620
 Сообщества 10, 27, 773, 774
 Соплодия 310
 Сопряженные реакции 84
 Сосальщики 331, 333
 Сосудистая оболочка 584
 Сосудистые пучки 437, 438, 440
 Сосудодвигательный центр 471
 Сосущие инфузории 321
 Сочный плод 310
 Спаривание 630
 — нуклеотидов 167
 — оснований 146
 — — с необычным партнером 156
 Спектр мутагенного действия 141
 — поглощения вещества 90
 Сперма 339
 Сперматиды 189
 Сперматогенез 187
 Сперматогоний 187, 668
 Сперматозоид 57, 189, 272, 294
 — способность к оплодотворению 544
 — строение 58
 Сперматофор 662
 Сперматоцит второго порядка 188
 — первого порядка 188
 Спикулы 325
 Спинной мозг 509
 Спираль ДНК 144
 α -Спираль 75, 143
 Спиральный клапан 414
 — тип дробления яйца 356
 Спирогира 272
 Спирт 115, 246, 430
 Спонтанная активность 617
 — овуляция 541
 Спорангий 284, 296
 Споровики 316, 321
 — размножение 660
 Спорофиллы 296
 Спорофит 270, 294
 Споры 267, 660
 Спорынья 287
 Средний мозг 510, 511, 694
 Старение 681
 — теории 705
 Стеариновая кислота 72
 Стебель 99, 292
 — горизонтальный 300, 661
 — деревянистый 437
 — подземный 437
 — травянистый 437
 — функции 437
 Стекловидное тело 584
 Стель 427
 Стеногалинные организмы 760
 Стереотипное поведение 619
 Стерильность при скрещивании 232
 Стерины 384
 Стероиды 73, 714
 Стимулирующий центр 340
 Столбик 307
 Столоны 284
 Стомохорд 360
 Страус 375
 Стрекательные капсулы 316, 326, 609
 Стрекотание 619, 650
 Стремя 573
 Стресс 785
 Стригуций лишай 289
 Стрихнин 509
 Строма 92
 Строфантин 391
 Субгерминальное пространство 684
 Суберин 59
 Сублиторальная зона 760
 Субмитохондриальные частицы 117
 Субстрат 83
 Суккуленты 741
 Сукцессия вторичная 748
 — первичная 748
 Сукцинатдегидрогеназа 106, 116
 Сукцинилкофермент 107
 Сукцинилфосфат 108
 Сульфгидрильные группы 104
 Сумки 284
 Суммация 601
 Сумчатые 241, 377
 Супинаторы 598
 Супраоптическое ядро гипоталамуса 525
 Суставы членистоногих 598
 Суточные циклы 340
 Сухожилия 54
 Сухожильные органы Гольджи 570
 Сухой плод 310
 Сфинголипиды 384

- Сфинктеры 598
 Сцепление 203
 Сыворотка 467
 Сыпной тиф 266
- Табак, эволюция 240
 Тайга 733
 Таксономическая иерархия 244
 Таксономия 11
 Тактильная чувствительность 569
 Таламус 511
 Таллом 258
 Таракан, половой аттрактант 562
 Твердая мозговая оболочка 511
 Текодонты 375
 Текториальная мембрана 574
 Телолецитальные яйца, дробление 684
 Телофаза 182, 185
 Тельсон 345
 Тельца-включения 263
 Тельца Мейснера 570
 — Пачини 570
 — Руффини 570
 Темновая реакция 91
 Температура тела, регулирование 475
 Теория естественного отбора 20, 219
 — катастроф 219
 — местных токов 506
 — непрерывности зародышевой плазмы 21
 — нервного синцития 495
 — передвижения воды и веществ по растению 446
 — преформации 14, 709
 — сцепления 444
 — «флогистона» 25
 — «шлаков» 705
 Терапсиды 371
 Тергит 352, 608
 Терминальные капилляры 458
 Терминаторы 156
 Термиты 233, 352, 562, 657
 Термическая стратификация 771
 Термодинамика 79
 — второй закон 80, 88
 — первый закон 79, 88
 Термоклина 773
 Терморецепторы 569
 Территориальность 785
 Тестикулярная феминизация 535
 Тестостерон 27, 529, 532
 Тетанус 601
 Тетрагидрофолиевая кислота 131
 Тетрада 185
 Тетраплоидные клетки 138
 Течения морские 753
 Тиаминпирофосфат 108, 423
 Тигр саблезубый 378
 Тимин 23, 77, 135, 143
 Тиминриботид 158
 Тимоциты 467
 Тиосульфат 98
 Тип 231
 Тираннозавры 373
 Тиреоглобулин 461, 524
 Тиреотропный гормон 369, 524, 532
 Тирозин 168, 200, 524
 Тирозиназа 168, 214
 Тироксин 117, 369, 422, 537, 557
- Тканевая жидкость 455, 457
 — специфичность 404
 Тканевой иммунитет 469
 Ткань(и) животных 52
 — жировая 73, 419
 — защитная 58
 — меристематическая 58
 — пересадка 76
 — проводящая 60
 — растений 58
 — репродуктивная 57
 — соединительная 53
 — эпителиальная 53
 α -Токоферол 424
 Толстая кишка 409, 416
 Тонические органы чувств 576
 Тонкая кишка 409
 Тонус 509, 601
 Тоны сердца 454
 Тополь 441
 Торможение 509
 Тормозящий центр 340
 Торнария 364
 Торф 249, 725
 Точковые мутации 166, 226
 Травоядные животные 246
 Травы 347
 Трансдукция 141
 Транскортин 461
 Транскрипция 171
 Транслокация 166, 226, 436
 Транспирация 429, 436, 442, 444
 Трансплантационный иммунитет 469
 Транспортные системы растений 436
 Трансформирующий фактор 137
 Трахеи 344, 432, 435, 699
 Трахеиды 60
 Трахеолы 435
 Тренировка физическая 479
 Трехглавая мышца 598
 Трехстворчатый клапан 451
 Триглицериды 72, 461
 Триiodтиронин 524
 Трилобиты 343
 Триозофосфатизомераза 113
 Трипаносомы 290, 318
 Триплетное состояние 90
 Триплетный код 24, 153
 Трипсин 87, 410
 Трипсиноген 410, 594
 Триптофансинтетаза 157
 Трифосфопиридиннуклеотиды (ТПН) 77, 106
 Трихоцисты 316
 Тромбин 464
 Тромбопластин 464
 Тромбоциты 57, 460
 Трофобласт 543, 673, 689
 Трохофора 342, 353
 Трутовики 289
 Трюфель 284
 Тундра 256, 732
 Туника 361
 Тургор 38
 Тургорное давление 58, 100, 392, 400, 593
 Тучные клетки 464
 Тычиночная нить 307
- Уабаин 391
 «Убийцы» 321
 Убихинон 103
 Угасание 644
 Углеводный обмен 416, 418
 — — гормональная регуляция 419
 Углеводы 69
 Углекислота 430
 — ассимиляция 91, 93
 — перенос кровью 462
 Углерод, атом 63, 70
 — фиксация растениями 89
 Угольная ангидраза 463
 Угорь 252
 — миграция 368
 Удобрения 269
 Узел 440
 Узловая ткань 453
 Уинтатерии 378
 Улитка 363, 574
 Ультимобранхиальные тельца 527, 536
 Ультрафиолетовый свет, мутагенное действие 141
 Урацил 77
 Уреаза 84
 Уретра, см. Мочеиспускательный канал
 Уридин-дифосфоглюкоза 129
 Уридинтрифосфат 77, 128
 Уриказа 238
 Уродства 701
 Уроподы 345
 Усоногие 346
 Устрицы 355
 Устьеца 59, 92, 99, 431, 440
 Устьичная щель 431
 Утка, импринтинг 648
 Утконос 377
 Утомление мышцы 604
 — умственное 515
 Ухаживание 664
 — позы 650, 651
 Ухо человека 573, 575
 Ушная раковина 573
- Фагоцитоз 174, 387, 408
 Фаза подготовительного возбуждения 670
 — разрешения 671
 Фактор плодовитости 267
 — тревоги 560, 562
 Фаллопиевы трубы 669
 Фасетка 590
 Фауна, влияние географической изоляции 231
 Фенилаланин 155, 167, 200
 Фенилкетонурия 169, 200, 215, 216
 Фенилтиомочевина 214
 Фенокопии 715
 Фенотип 193
 Ферменты 25, 73, 76, 712
 — активность 87
 — активный центр 87
 — внутриклеточная локализация 84, 85, 125
 — гистохимия 85
 — дыхательные 85
 — индукция 170, 711
 — координированная репрессия 171

- Ферменты, механизм действия 85
 — недостаточность 537
 — оптимум pH 87
 — пищеварительные 407
 — прорастающих семян 84
 — репрессируемые 170
 — свойства 83
 — специфичность 84
 — цикла Кребса 119
 Фермент — субстрат, комплекс 86
 Феромоны 556, 560, 649
 Ферредоксин 95
 Фертилизин 662
 Фибрин 463
 Фибриноген 459, 463
 Фибробласты 460
 Физалия 329
 Физиологические реакции 611
 Физиологический раствор 38, 384
 Физиология 9, 10
 Фикомицеты 283, 788
 Фикоцианин 93, 276
 Фикоэритрин 93, 280
 Филогенез 13, 233, 239
 Фильтрационное давление 457, 486
 Фильтрация 485
 Фитогормоны, взаимодействие 551
 Фитозавры 373, 788
 Фитол 92, 93
 Фитопланктон 247, 765
 Фитохромы 553
 Флавин 105
 Флавинадениндинуклеотид 77, 423
 Флавиномононуклеотид (ФМН) 106
 Флавопротеиды 106
 Флориген 553
 Флоэма 60, 99, 295, 428, 436
 Флуоресценция 90
 Фолевая кислота 423
 Фолликулярные клетки 190
 Фолликулостимулирующий гормон 528, 538
 Фораминиферы 319
 Форель 365
 Форма тела, развитие 694
 Форменные элементы крови 459
 N-формилметионин 165
 Формил-тетрагидрофолевая кислота 131
 Фосвитин 682
 Фосфатаза 411
 Фосфоглицериновая кислота 94
 Фосфоглицериновый альдегид 94, 111
 Фосфоглюкомутаза 81, 129
 6-фосфоглюконовая кислота 115
 Фосфодиэстераза 411
 Фосфодиэфирные мостики 144
 Фосфокреатин 602
 Фосфолипиды 73
 Фосфор 422
 Фосфоресценция 90
 5-фосфорибозил-1-пирофосфат 128
 Фосфоорилаза 100, 129
 Фосфорилирование и перенос электронов 117
 — окислительное 103, 116, 117, 391
 — разобщение тироксином 559
 — фотосинтетическое 95, 96
 Фосфоролиз 129
 Фосфофруктокиназа 557
 Фотоны (кванты) 89, 583
 Фотопериодизм 551
 Фоторецепторы 569
 Фоторецепция 582
 Фотосинтез 19, 91, 244
 — бактерий 91
 — эволюция 98
 — эффективность 98
 Фототропизм 73, 89
 Фотохимические реакции 89
 Фрагментация 660
 Фруктоза 70, 125
 Фруктозодифосфат 99, 111
 Фруктозо-6-фосфат 111
 Фтор 422
 Фукоксантин 279
 Фукус 280
 Фумаровая кислота 105
 Харди — Вейнберга закон 22, 212, 221, 222
 Харовые 277
 Хвойниковые 303
 Хвои 297
 Хелипеды 345
 Хелицеровые 348
 Хеморецептор 399, 569
 Хеморецепция 508, 578
 Хиломикроны 416, 461
 Химерная ткань 404
 Химическая реакция 81
 — чувствительность 578
 Химический медиатор 399, 508
 Химотрипсин 410
 Химотрипсиноген 410
 Химус 412
 Хинин 429
 Хитин 319, 343
 Хитоны 354
 Хищник — жертва, взаимоотношения 254, 256
 Хищничество 252
 Хищные 380
 Хлебная плесень 281, 283
 Хлор, ион 84
 Хлорогенные клетки 482
 Хлоренхима 60
 Хлоропласты 46, 79, 92, 276, 318
 — ДНК 173
 — строение 46
 Хлорофилл 46, 90, 92, 96, 244
 — поглощение энергии 93
 — *a* 93
 — *b* 93
 Хлорпромазин 515
 Хоаноциты 323, 408
 Хоботные 381
 Хоботок 333, 359
 Ходильные ноги 345
 Хозяин — паразит, взаимоотношения 247, 254
 Холекальциферол 424
 Холестерин 73, 131, 413
 Холецистокинин 412, 533
 Холин 73
 Хорда 361
 Хордовые 361
 Хориоаллантоис 675
 Хорион 675
 Хорионический гонадотропин 533, 544, 675
 Хризофиты 277
 Хроматиды 180, 185
 Хроматин 39, 178
 Хроматофоры 609
 Хромомеры 178
 Хромонема 178
 Хромосома(ы) 39, 175
 — гигантские 555
 — гомологичные 185
 — карты 206
 — половая 207
 — «пуффы» 555, 710
 — расстояние между генами 205
 — расхождение 182
 — репликация 152
 — удвоение 180
 — число 40, 178
 X-хромосома 207
 Y-хромосома 207
 Хромофор 587
 Хрусталик 584, 694
 Хрящ 54
 Царство животных 244
 — растений 244
 Цветки обоеполюе 307
 — однополюе 307
 — строение 307
 Цветовая слепота 208
 Цветовое зрение 588
 Цветоложе 307
 Цекропийный шелкопряд 349, 556
 Целом 316, 334, 337, 338
 Целлюлоза 35, 70, 72
 — β -глюкозидные связи 410
 Центр жажды 493
 — зрения 512
 — центр происхождения 241
 — слюноотделения 411
 — теплоотдачи 476
 — теплопродукции 476
 Центральная догма 135
 — ямка 586
 Центральное состояние возбуждения 625
 Центральный цилиндр 427
 Центриоль 42, 180, 185, 189
 Центролецитальные яйца, дробление 684
 Центромера 178, 182
 Цепи питания 122, 255, 256
 Цереброспинальная жидкость 510
 Цефализация 361
 Цианопсин 587
 Цикл Кребса 108, 115, 116
 — лимонной кислоты 106, 119
 — развития 275
 Циклическая адениловая кислота 129, 560
 Циклоз 32
 Циклоны 722
 Цилиарная связка 584
 Цилиарное тело 584
 Цинк 422
 Циркуляционная система 448
 Цистерны 49
 Цитидинтрифосфат (ЦТФ) 77, 128
 Цитозин 23, 77, 135, 143
 Цитокинез 180, 182
 Цитокинины 551
 Цитология 10

- Цитоплазма 44
— движение 446, 594
— наследственность 173, 320
Цитоплазматический мостик 141
Цитотрофобласты 674
Цитохром 103, 422
— с, последовательность аминокислот 157
— — эволюция 314
Цитохромоксидаза 87
Цынга 423
- Чапарраль 740
Частота генов 214, 221
Чашелистики 307
Челюстные ножки 345
Червеобразные 790
— амфибии 369
Червеобразный отросток 235
Череп 365
Черепаша 279, 371
— гигантская 218
— панцирь 371
Черешок 99, 279
Черная гниль 269
Чернильный мешок 356
Черноземы 730
Чесательный рефлекс 615
Четвероногие 365, 368
Четверохолмие 511
Четвертый мозговой желудочек 511
Чечевички 431, 440
Число оборотов фермента 83
Членистоногие 342
— мышцы 607
— строение тела 343
Чувство равновесия 576
- Шванновские клетки 496, 499
Шизофрения 515
Шишки 303
Шок 458
Шоковая терапия 515
- Щавелевоуксусная кислота 105
Щавелевоянтарная кислота 107
Щетинки 338
Щеточная каемка 487
Щитковые 364
Щитовидная железа 391, 530
Щиток 345
Щупики 340
- Эвгленовые 276
Эволюция 10, 217, 218
— генетическая основа 213
— действие внешних условий 223
— дивергентная 228
— доказательства 234, 240
— закономерности 241
— конвергентная 228, 356
— органического мира, теория 19
— сырье 224
Эвригалинные организмы 760
- Эвфотическая зона 760
Экдизон 351, 529, 554, 557
Экзопептидаза 410
Экзотермический 80
Экологическая ниша 248
Экология 11, 27, 243, 719
Экосистемы 247, 774
Экотон 742
Эктодерма 314, 681
Электрический градиент 390
— орган 366, 609
— угорь 133, 609
«Электроантеннограммы» 562
Электрокардиограф 454
Электролиты 68
Электронный каскад 102
Электроны 61
π-Электроны 93
Электрорецепторы 569
Электротонические токи 506
Электроэнцефалограмма 626
Элементарная мембрана 35, 119
Эмбрион 674—676, 684, 687, 691, 694
Эмбриональный зачаток 681
Эмйоцитоз 389
Эмиграция 784
Эмоции 518
Эмоциональные расстройства 515
Эндокринная система 523
Эндокринные железы человека 530
Эндокринология 27
Эндолимфа 574
Эндо метрий 538
Эндоплазматическая сеть 44, 46, 158
— — гладкая (агранулярная) 46
— — шероховатая (гранулярная) 47
Эндосперм 302, 306, 550
Эндотелий 454
Эндотермический 80
Энергетический барьер 82
Энергия 79
— активации 82
— закон сохранения 79
— запасаение 19
— кинетическая 79
— лучистая 79
— перенос 96
— потенциальная 79
— потеря 255
— превращение 79, 119
— преобразователи 19, 79
— расход 118
— свободная 80, 114
— солнечного света 88
— суточный расход 417
— химическая 79
Энзимы, см. Ферменты
Энтерогастрон 412, 533
Энтерокиназа 410
Энтероцель 691
Энтодерма 314, 427, 438, 680
- Энтропия 81, 122
Эозинофилы 56, 460
Эпибласт 684
Эпиболия 687
Эпигенез 14, 709
Эпидермис 428
Эпидидимис 99, 439, 667, 668
Эпикотиль 306, 311
Эпилептические припадки 514
Эпилимнион 771
Эпителий железистый 53
— кубический 53
— обонятельный 53
— плоский 53
— ресничный 53
— цилиндрический 53
— чувствительный (сенсорный) 53
Эпифиз 533
Эритробласты 459
Эритропоэтин 470
Эритроциты 56, 200, 459
— продолжительность жизни 459
— тени 384
— число 470
Эстеразы 411
Эстрадиол 528, 532, 538, 545
Эстрогены 532, 634
Эструс 540, 634
Эфиопская область 745
Эффект Брюса 563
— «сдвига рамки» 155
— Уиттена 562
Эффекторы 593
Эхолокация 620
- Ювенильный гормон 351, 556
Юкстагломерулярные клетки 489
- Яблочная кислота 105
Ягоды 311
Ядро(а) 31, 235
— атома 61
— пылевой трубки 308
— роль в клетке 39, 40
— спермия 309
— эндосперма 309, 706
— яйцеклетки 308
Ядровая древесина 439
Ядрышко 40
Яды 133
— отравляющие ферменты 87
Яйцеживородящие 663
Яйцекладущие 663
Яйцеклетка 57, 190, 272
Яйцо(а) 190
— изолецитальные 682
— куриное, дробление 684
— морского ежа, желточные гранулы 681
— телolecитальные 682
— центролецитальные 682
Янтарная кислота 98, 105, 108
Ящерицы 371
Ящеротазы 373

Указатель латинских названий

- Acetabularia crenulata* 42
 — *mediterranea* 41, 42
Adenostoma fasciculatum 740
Agnatha 363, 364
Algae 258
Amphibia 363, 368
Amphineura 354
Amphioxus 362
Amphipoda 347
Andropogon furcatus 740
 — *scoparius* 740
Angiospermae 298, 301, 306
Annelides 338
Anthoceros 294
Anthozoa 329
Apoda 369
Arachnida 348
Archannelida 341
Arenicola marine 617
Artiodactyla 381
Artropoda 342
Ascomycetes 284
Aves 363, 375
Aysheaia 342

Basidiomycetes 284
Bennettitales 303
Bivalvia 355
Bombyx mori 649
Boutelona 740
Branchiopoda 336, 346
Bryophyta 292
Bryozoa 336

Calcarea 324
Canis familiaris 231
Carnivora 380
Cephalochordata 361
Cephalopoda 355
Cercidium macrum 741
Cestoda 331
Cetacea 381
Chaos chaos 119
Chelicerata 348
Chilopoda 343
Chironomus 555
Chiroptera 380
Chlamydomonas 270, 290
Choanoflagellata 318
Chondrichthyes 363, 366
Chorda 279
Chordata 231, 361
Chromatium 98
Chrysophyta 277
Ciliata 319
Cirripedia 346
Claviceps 287
Coelenterata 325

Condylarthra 378
Coniferales 303
Copepoda 346
Cordaitales 303
Corixa 249, 787
Crinoidea 359
Ctenophora 325, 329
Cyanea 329
Cyanophyta 276, 290
Cycadales 303
Cycadofilicales 303
Cynognathus 371
Cypridina 134

Dasyatis ahajei 366
Decapoda 347
Demospongia 325
Dicotyledoneae 306, 438
Diplopoda 343
Drosophila 178
 — *pseudoobscura* 232
Dugesia 331
Dunkleosteus 365

Ectocarpus 279
Echinodermata 356
Ectoprocta 336
Edentata 380
Escherichia coli 149, 178, 258, 267, 269
Euglena 173, 258, 290, 318
Euglenophyta 276
Eumycophyta 281
Eutheria 231, 377

Felis domestica 231
 — *leo* 231
 — *pardus* 231
 — *tigris* 231
Filicinae 300
Flagellata 316, 317
Fucus 279
Fungi 258, 281
 — *imperfecti* 289
Fusulinidae 319

Gastropoda 355
Gastrotricha 335
Gelidium 281
Ginkgoales 303
Gnetales 303
Gracilaria 281
Gymnospermae 298, 301, 303

Hemichordata 359
Hesperornis 375
Hexactinellida 325
Hirudinea 341

Holothuroidea 359
Hominidae 231
Homo sapiens 231

Ichthyornis 375
Insecta 347
Insectivora 380
Isopoda 347

Jamoytius 364

Laminaria 280
Leuresthes tenuis 632
Lichenes 285
Lingula 337
Lycopodium 296
Lycopsidea 296

Mammalia 231
Marsupialia 377
Merostomata 348
Metazoa 240
Mimosa pudica 593
Moeritherium 378
Monera 245, 290
Monilia 289
Monocotyledoneae 438
Monotremata 377

Nautilus 356
Nematoda 334
Nemertini 333
Nemobius 612
Neopilina 356
Nereis 340
Nereocystis 279
Neurospora 178, 246, 423
 — *crassa* 284
Nitrobacter 245
Nitrosomonas 245
Notonecta 249, 787
Nudibranchia 355

Obelia 329
Oedogonium 272
Oligochaeta 341
Onychophora 342
Ophiuroidea 358
Ornithischia 373
Osteichthyes 366
Ostracoda 346

Panus stipticus 134
Paramecium 252, 787
Paramecium aurelia 252
Paramecium caudatum 252, 320
Pecten 355
Pelecypoda 355

Penicillium 254, 284
Peripatus 342
Perissodactyla 381
Pinus radiata 446
Pisces 363
Picea rubens 733
Phaeophyta 279
Photinus 134
Phycomycetes 283
Placodermi 363
Plasmodium 321, 322
Platyhelminthes 329
Platysamia cecropia 349, 556
Polychaeta 340
Porifera 323
Porphyra 281
Primates 231
Proboscidea 381
Protista 245, 290
Protococcus 270
Protozoa 290
Psalliota campestris 285
Psilophytales 296
Psilopsida 296
Psilotum 296
Pteranodon 373
Pteropsida 298
Pyrrophyta 278

Reptilia 363, 371
Rhizobium 250
Rhizopus 284
Rhodophyta 280
Rhodymenia 281
Rhodnius 554
Rodentia 380
Rotifera 335

Sarcodina 316, 319
Sargassum 279
Saurischia 373
Selaginella 296, 297
Scarabaeus sacer 655
Schizomycophyta 290
Schizophyta 290
Scyphozoa 329
Shigella 269
Sirenia 381
Spartina alterniflora 233
— *stricta* 233
— *townsendi* 233
Sphenodon punctatum 373
Sphenopsida 297
Sporozoa 321
Suctoria 319, 321

Teredo 355
Tetrachymena 321
Tetrapoda 363
Thallophyta 290
Tracheophyta 294
Trematoda 331
Triceratops 373
Trichodesmium 276
Trichophytoneae 289
Trilobita 343
Tunicata 244, 261
Turdus migratorius 733

Ulothrix 272
Ulva 276

Venus mercenaria 355
Vertebrata 331, 361, 363
Volvox 274, 318

Welwitschia 303

Xanthophyceae 278

Zamia 303

Оглавление

	От редакции	5
	Из предисловия авторов	7
Глава I.	ВВЕДЕНИЕ. ИСТОРИЧЕСКАЯ ПЕРСПЕКТИВА	9
	1. Уровни биологической организации	9
	2. Биологические науки	10
	3. Источники научных данных	11
	4. Краткий исторический очерк	11
	5. Биологическая терминология и единицы измерения	15
	6. Применение биологических знаний	15
Глава II.	НЕКОТОРЫЕ ОСНОВНЫЕ ОБОБЩЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК	17
	7. Живые организмы подчиняются законам физики и химии	17
	8. Клеточная теория	17
	9. Биогенез	18
	10. Живые клетки как преобразователи энергии	19
	11. Теория эволюции органического мира	19
	12. Генная теория	20
	13. Генетическое равновесие и дифференциальное воспроизведение	22
	14. ДНК — главный носитель генетической информации	23
	15. Генетический код и синтез белка	23
	16. Процессы метаболизма происходят с участием ферментов	25
	17. Биохимические реакции находятся под контролем генов	26
	18. Клеточная дифференцировка обусловлена различной активностью одного и того же набора генов в разных клетках	26
	19. Витамины — предшественники коферментов	27
	20. Гормоны регулируют функции клеток	27
	21. Взаимоотношения между организмами и окружающей средой	27
ЧАСТЬ ПЕРВАЯ. БИОЛОГИЯ КЛЕТКИ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ		
Глава III.	СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ	29
	22. Живая клетка	29
	23. Основные особенности клетки	31
	24. Обмен материалами между клеткой и окружающей средой	35
	25. Клеточное ядро	39
	26. Центриоли и митотическое веретено	42
	27. Митохондрии	44
	28. Хлоропласты	46
	29. Рибосомы и другие органеллы цитоплазмы	46
	30. Ткани	52
	31. Ткани животных	52
	32. Ткани растений	58
	33. Строение вещества	61
	34. Химические соединения	64
	35. «Биологические» молекулы	69

<i>Глава IV.</i>	БИОЭНЕРГЕТИКА	79
	36. Превращения энергии	79
	37. Химические реакции	81
	38. Катализ	82
	39. Свойства ферментов	83
	40. Локализация ферментов в клетке	85
	41. Механизм действия ферментов	85
	42. Факторы, влияющие на активность ферментов	87
	43. Потоки энергии в живых системах	88
	44. Свет	89
	45. Фотосинтез	91
	46. Лист и его функции	99
<i>Глава V.</i>	КЛЕТОЧНОЕ ДЫХАНИЕ	102
	47. Биологическое окисление и восстановление	102
	48. Окисление молочной кислоты	104
	49. Окисление янтарной кислоты	105
	50. Цикл лимонной кислоты	106
	51. Окисление жирных кислот	110
	52. Гликолиз	111
	53. Анаэробный гликолиз	114
	54. Пентозофосфатный путь	115
	55. Окисление аминокислот	116
	56. Система переноса электронов	116
	57. Молекулярная организация митохондрий	119
	58. Интенсивность обмена и температура тела	122
<i>Глава VI.</i>	ПРОЦЕССЫ БИОСИНТЕЗА	124
	59. Общие принципы биосинтеза	124
	60. Динамическое состояние клеточных компонентов	125
	61. Синтез и распад гликогена	129
	62. Поэтапная сборка молекулы	131
	63. Другие биосинтетические процессы	132
<i>Глава VII.</i>	КОНЦЕПЦИЯ ГЕНА, ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД И СИНТЕЗ БЕЛКОВ . .	135
	64. «Центральная догма»	135
	65. ДНК как передатчик генетической информации	136
	66. Химический состав ДНК	143
	67. Модель ДНК, предложенная Уотсоном и Криком	144
	68. Синтез (репликация) ДНК	147
	69. Генетический код	152
	70. Типы РНК: информационная, рибосомная и транспортная РНК	158
	71. Синтез специфической полипептидной цепи	160
	72. Изменения генов — мутации	165
	73. Связь между генами и ферментами	167
	74. Управление синтезом белков; концепция оперона	169
	75. Внеядерная передача генетической информации	173

ЧАСТЬ ВТОРАЯ. ГЕНЕТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ

<i>Глава VIII.</i>	ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	175
	76. Основы генетических закономерностей	175
	77. Развитие генетики	176
	78. Хромосомы и гены	178
	79. Митоз	179
	80. Мейоз	185
	81. Сперматогенез	187
	82. Оогенез	190
	83. Гены и аллели	191
	84. Закон расщепления (первый закон Менделя)	192
	85. Гомозиготные и гетерозиготные организмы	193
	86. Фенотип и генотип	193
	87. Вероятностный характер генетических закономерностей	194
	88. Правило умножения вероятностей	194

	89. Правило сложения вероятностей	196
	90. Закон независимого распределения; дигибридные скрещивания	196
	91. Неполное доминирование	198
	92. Скрытые носители аномальных генов	200
	93. Взаимодействие генов	200
	94. Полигенная наследственность	201
	95. Множественные аллели	202
	96. Сцепление и перекрест	203
	97. Генетическое определение пола	207
	98. Признаки, сцепленные с полом	207
	99. Признаки, зависящие от пола	208
	100. Инбридинг, аутбридинг и гетерозис	210
	101. Решение генетических задач	210
Глава IX.	ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ	212
	102. Закон Харди — Вейнберга	212
	103. Генофонды и генотипы	212
	104. Генетическая основа эволюции	213
	105. Определение частоты носителей гена	214
	106. Альбинизм	214
	107. Вкусовые ощущения	214
	108. Наследование групп крови M-N	215
	109. Фенилкетонурия	215
	110. Генетическое равновесие в популяции	216
	111. Дрейф генов	216
	112. Факторы, изменяющие частоту генов: дифференциальное воспроизве- дение	217
	113. Эволюция как результат нарушения генетического равновесия	217
Глава X.	ЭВОЛЮЦИЯ	218
	114. История развития эволюционных концепций	218
	115. Теория естественного отбора Дарвина — Уоллеса	219
	116. Популяции и генофонды	220
	117. Дифференциальное воспроизведение	223
	118. Мутации — сырье для эволюции	224
	119. Сбалансированный полиморфизм	227
	120. Адаптивная радиация	228
	121. Видообразование	230
	122. Возникновение новых видов путем гибридизации	233
	123. Филогенез	233
	124. Доказательства эволюции	234
	125. Основные закономерности эволюции	241
ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ. РАЗЛИЧНЫЕ ТИПЫ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ		
Глава XI.	БИОЛОГИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ	243
	126. Различия между растениями, животными и простейшими	244
	127. Способы питания	245
	128. Экосистемы	247
	129. Местообитание и экологическая ниша	248
	130. Круговорот веществ	249
	131. Взаимоотношения между видами	252
	132. Конкуренция	252
	133. Выгодные ассоциации	253
	134. Антагонистические взаимоотношения	254
	135. Внутривидовые отношения	254
	136. Цепи питания	255
	137. Сообщества и популяции	256
	138. Динамическое равновесие в природе	256
Глава XII.	ПРОТИСТЫ И МОНЕРЫ	258
	139. Происхождение жизни	259
	140. Вирусы и бактериофаги	261
	141. Риккетсии	266
	142. Бактерии	266
	143. Словесцовые (Thallophyta)	269

144. Эволюция полового размножения	270
145. Сине-зеленые водоросли (Cyanophyta)	276
146. Эвгленовые (Euglenophyta)	276
147. Зеленые водоросли	277
148. Хризифиты (Chrysophyta)	277
149. Динофлагелляты, или пиррофиты (Pyrrophyta)	278
150. Бурые водоросли (Phaeophyta)	279
151. Красные водоросли (Rhodophyta)	280
152. Грибы (Fungi)	281
153. Истинные грибы (Eumycophyta)	281
154. Фикомицеты (Phycomycetes)	283
155. Аскомицеты (Ascomycetes)	284
156. Базидиомицеты (Basidiomycetes)	284
157. Лишайники (Lichenes)	285
158. Хозяйственное значение грибов	287
159. Одноклеточные животные — простейшие (Protozoa)	290
160. Эволюционные взаимоотношения среди Protista	290

Глава XIII.

РАСТЕНИЯ 292

161. Мхи (Bryophyta)	292
162. Цикл развития мхов	293
163. Печеночники и роголистниковые	294
164. Сосудистые растения (Tracheophyta)	294
165. Класс Filicinae (папоротники)	300
166. Семенные растения	301
167. Gymnospermae (голосеменные)	303
168. Цикл развития голосеменных	305
169. Angiospermae (покрытосеменные)	306
170. Цикл развития покрытосеменных	307
171. Прорастание семян и эмбриональное развитие	311
172. Направления эволюции растительного царства	313

Глава XIV.

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ 314

173. Тип простейшие (Protozoa)	316
174. Эволюционные отношения между простейшими	322
175. Тип губки (Porifera)	323
176. Кишечнополостные (Coelenterata) и гребневники (Ctenophora)	325
177. Тип плоские черви (Platyhelminthes)	329
178. Системный уровень организации	333
179. Приспособление к жизни на суше	337
180. Кольчатые черви (Annelides)	338
181. Членистоногие (Arthropoda)	342
182. Общее строение тела членистоногих	343
183. Классы членистоногих	343
184. Эндокринная регуляция линьки у ракообразных	348
185. Метаморфоз насекомых	349
186. Полет насекомых	352
187. Общественные насекомые	353
188. Моллюски	353
189. Иглокожие	356
190. Полухордовые (Hemichordata)	359

Глава XV.

ТИП ХОРДОВЫЕ. 361

191. Отличительные признаки хордовых	361
192. Оболочники (Tunicata)	361
193. Бесчерепные (Cephalochordata)	361
194. Позвоночные (Vertebrata)	363
195. Круглоротые (Agnatha)	364
196. Панцирные рыбы (Placodermi)	365
197. Хрящевые рыбы (Chondrichthyes)	366
198. Костные рыбы (Osteichthyes)	366
199. Земноводные, или амфибии (Amphibia)	368
200. Пресмыкающиеся, или рептилии (Reptilia)	371
201. Птицы (Aves)	375
202. Млекопитающие (Mammalia)	377

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ. БИОЛОГИЯ ОРГАНИЗМОВ

<i>Глава XVI.</i>	БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ И ПЕРЕНОС МОЛЕКУЛ	383
	203. Структура и функция плазматической мембраны	383
	204. Десмосомы	387
	205. Фагоцитоз и пиноцитоз	387
	206. Явления активного переноса	389
	207. Активный перенос сахаров	392
	208. Облегченная диффузия	393
	209. Активный перенос аминокислот	394
	210. Секреция кислоты слизистой оболочкой желудка	394
	211. Потенциалы действия	395
	212. Мембранная теория проведения возбуждения	397
	213. Другие функции нейронов	398
	214. Передача в синапсе	399
	215. Тургорное давление и плазмолиз	400
	216. Сократительные вакуоли и мембранные насосы	402
	217. Дыхание: газообмен через мембраны	402
	218. «Распознавание» одних клеток другими	402
	219. Клеточный гомеостаз	404
<i>Глава XVII.</i>	ПИТАНИЕ	407
	220. Пищеварительные системы животных	408
	221. Пищеварительные ферменты	409
	222. Регулирование секреции ферментов пищеварительными железами	411
	223. Печень и поджелудочная железа	412
	224. Всасывание пищи	414
	225. Обмен веществ; основной обмен	416
	226. Обмен углеводов, жиров и белков	418
	227. Минеральные вещества и витамины	422
	228. Питание растений	424
<i>Глава XVIII.</i>	РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ	430
	229. Газообмен у простейших	430
	230. Газообмен у наземных растений	430
	231. Газообмен у животных	432
	232. Транспортные системы растений	436
	233. Стебель и его функции	437
	234. Транспирация	442
	235. Передвижение воды	442
	236. Перенос и запасание питательных веществ	446
	237. Транспортные системы животных	448
	238. Сердце как насос	451
	239. Система кровеносных сосудов	454
	240. Обмен веществами через стенки капилляров	456
	241. Лимфатическая система	458
	242. Кровь: плазма и форменные элементы	459
	243. Перенос веществ кровью	460
	244. Белки плазмы	463
	245. Свертывание крови	463
	246. Иммуноглобулины и иммунитет	465
	247. Регулирование количества эритроцитов	470
	248. Регулирование работы сердца	471
	249. Регулирование кровотока	472
	250. Регулирование температуры тела	475
	251. Регулирование дыхания	477
<i>Глава XIX.</i>	ГОМЕОСТАЗ И УДАЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ОБМЕНА	480
	252. Экскреция и гомеостаз у растений	480
	253. Экскреция и гомеостаз у простейших	481
	254. Экскреция и гомеостаз у беспозвоночных	481
	255. Выделительная система и гомеостаз у позвоночных	483
	256. Почки и мочевыводящие пути человека	484
	257. Образование мочи	485
	258. Регулирование клубочковой фильтрации	489
	259. Почечный порог и почечный клиренс	490

260. Механизм концентрирования мочи: принцип противотока	490
261. Осморецепторы	491
262. Поддержание постоянства pH	492
263. Регуляция объема жидкостей тела	493

ЧАСТЬ ПЯТАЯ. ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО БИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА

<i>Глава XX.</i>	НЕРВНАЯ СИСТЕМА	495
	264. Нейрон	495
	265. Синапсы	501
	266. Нервный импульс	502
	267. Мембранная теория проведения возбуждения	505
	268. Синаптическая передача	508
	269. Центральная нервная система. Спинной мозг	509
	270. Центральная нервная система. Головной мозг	510
	271. Электрическая активность мозга	513
	272. Сон	514
	273. Психические болезни и неврозы	515
	274. Периферическая нервная система позвоночных	516
	275. Рефлексы и рефлексорные дуги	517
	276. Мышление, память и научение	518
	277. Вегетативная нервная система	519
	278. Нервная система низших животных	521
<i>Глава XXI.</i>	ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА	523
	279. Методы исследования эндокринной системы	523
	280. Что такое гормон?	524
	281. Эндокринные железы человека	530
	282. Эндокринные железы как простые передатчики информации	535
	283. Эндокринные железы как регуляторы-ограничители	535
	284. Отрицательные обратные связи в эндокринной системе	536
	285. Сложные системы управления: регуляция эстрального и менструального циклов	538
	286. Сложные системы управления: регуляция развития и функции молочных желез	545
	287. Регуляция роста у растений	546
	288. Гормональная регуляция линьки у насекомых	553
	289. Гормональная регуляция метаболических процессов	557
	290. Механизм действия гормонов	559
	291. Феромоны	560
<i>Глава XXII.</i>	ОРГАНЫ ЧУВСТВ И РЕЦЕПТОРЫ	564
	292. Функция органов чувств	564
	293. Процессы, происходящие в рецепторах	565
	294. Сенсорный код и ощущение	567
	295. Механорецепторы	569
	296. Ухо человека	573
	297. Чувство равновесия	576
	298. Жужжальца мух	578
	299. Хеморецепция: вкус и обоняние	578
	300. Органы вкуса млекопитающих	581
	301. Органы вкуса у насекомых	581
	302. Обоняние	582
	303. Фоторецепция и зрение	582
	304. Глаз человека	584
	305. Химия зрения	587
	306. Цветовое зрение	588
	307. Дефекты зрения	589
	308. Бинокулярное зрение и восприятие глубины	590
	309. Сложные (фасеточные) глаза	590
<i>Глава XXIII.</i>	ЭФФЕКТОРЫ	593
	310. Эффекторы растений	593
	311. Секреторные процессы	594
	312. Скелетные мышцы	595

	313. Физиология мышечной активности	600
	314. Биохимия мышечного сокращения	602
	315. Биофизика мышечного сокращения	604
	316. Сердечная мышца и гладкие мышцы	607
	317. Мышцы низших животных	607
	318. Стрекательные капсулы, хроматофоры и светящиеся органы как эффекторы	609
<i>Глава XXIV.</i>	ПОВЕДЕНИЕ	611
	319. Что такое поведение?	611
	320. Рефлексы	613
	321. Спонтанная активность	617
	322. Последовательности реакций, программируемые нервными центрами . .	617
	323. Раздражители	619
	324. Изменение поведения во времени	623
	325. Мотивированное поведение	626
	326. Циклические изменения	631
	327. Созревание механизмов поведения	632
	328. Гормональная регуляция поведения	634
	329. Роль прошлого опыта	636
	330. Научение	642
	331. «Общественное» поведение	649
	332. Общественные насекомые	655

ЧАСТЬ ШЕСТАЯ. БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

<i>Глава XXV.</i>	РАЗМНОЖЕНИЕ	659
	333. Бесполое размножение	660
	334. Половое размножение у растений	661
	335. Половое размножение у животных	661
	336. Оплодотворение	662
	337. Брачное поведение и синхронизация половой активности	663
	338. Забота о потомстве	664
	339. Жизненные циклы животных	664
	340. Развитие органов размножения	665
	341. Мужская половая система человека	668
	342. Женская половая система человека	669
	343. Половой акт	670
	344. Оплодотворение у человека	672
	345. Развитие и имплантация бластоциста (у человека)	673
	346. Питание эмбриона	674
	347. Зародышевые оболочки	675
	348. Плацента	676
	349. Роды	677
	350. Питание грудного ребенка	679
<i>Глава XXVI.</i>	ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ	680
	351. Основные этапы развития	680
	352. Типы яиц	681
	353. Дробление и гастрюляция	682
	354. Морфогенетические движения	691
	355. Дифференцировка и органогенез	691
	356. Развитие формы тела	694
	357. Развитие сердца	697
	358. Развитие пищеварительного тракта	699
	359. Развитие почки	700
	360. Морфогенетические движения клеток при органогенезе	701
	361. Уродства и аномалии развития	701
	362. Возникновение близнецов	702
	363. Изменения, связанные с окончанием внутриутробной жизни	702
	364. Постнатальное развитие	703
	365. Процесс старения	705
	366. Процессы развития у растений	706
	367. Дифференцировка	709
	368. Регенерация	716

ЧАСТЬ СЕДЬМАЯ. БИОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Глава XXVII. ЭКОЛОГИЯ 719

369. Распределение солнечной энергии 719

370. Климат 721

371. Процессы в земной коре 725

372. Неоднородность внешней среды и потребности живых организмов . . . 730

373. Распространение растений 731

374. Главные биомы 732

375. Вертикальная зональность 742

376. Распределение во времени 743

377. Сукцессии 748

378. Морские местообитания 752

379. Пресноводные местообитания 768

380. Сообщества 773

381. Энергия и экосистемы 774

382. Круговороты веществ 775

383. Поток энергии 778

384. Популяции 782

ПРИЛОЖЕНИЕ. ОБЗОР РАСТИТЕЛЬНОГО И ЖИВОТНОГО ЦАРСТВ 788

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА 794

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ 797

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ 813

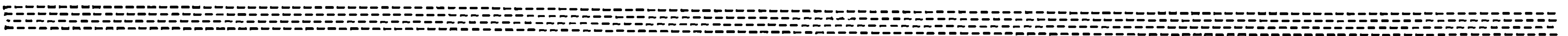
УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:

129820, Москва, И-110, ГСП
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»

К. ВИЛЛИ, В. ДЕТЬЕ

БИОЛОГИЯ



Редакторы Н. О. Фомина и Т. Б. Сидорова
Художник С. А. Бычков
Художественный редактор Ю. Л. Максимов
Технический редактор А. Г. Резоухова

Сдано в набор 21/VIII-1975 г.
Подписано к печати 3/IX-1975 г.
Бумага тип. № 2 $84 \times 108^{1/16} = 25,75$ бум. л.
86,52 усл. печ. л.,
Уч.-изд. л. 87,16. Изд. № 4/6616
Цена 4 р. 50 к. Зак. 4084.
2-й завод

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»
Москва, 1-й Рижский пер., 2

Московская типография № 2
Союзполиграфпрома при Государственном комитете
Совета Министров СССР по делам издательств, полиграфии
и книжной торговли. Проспект Мира, 105